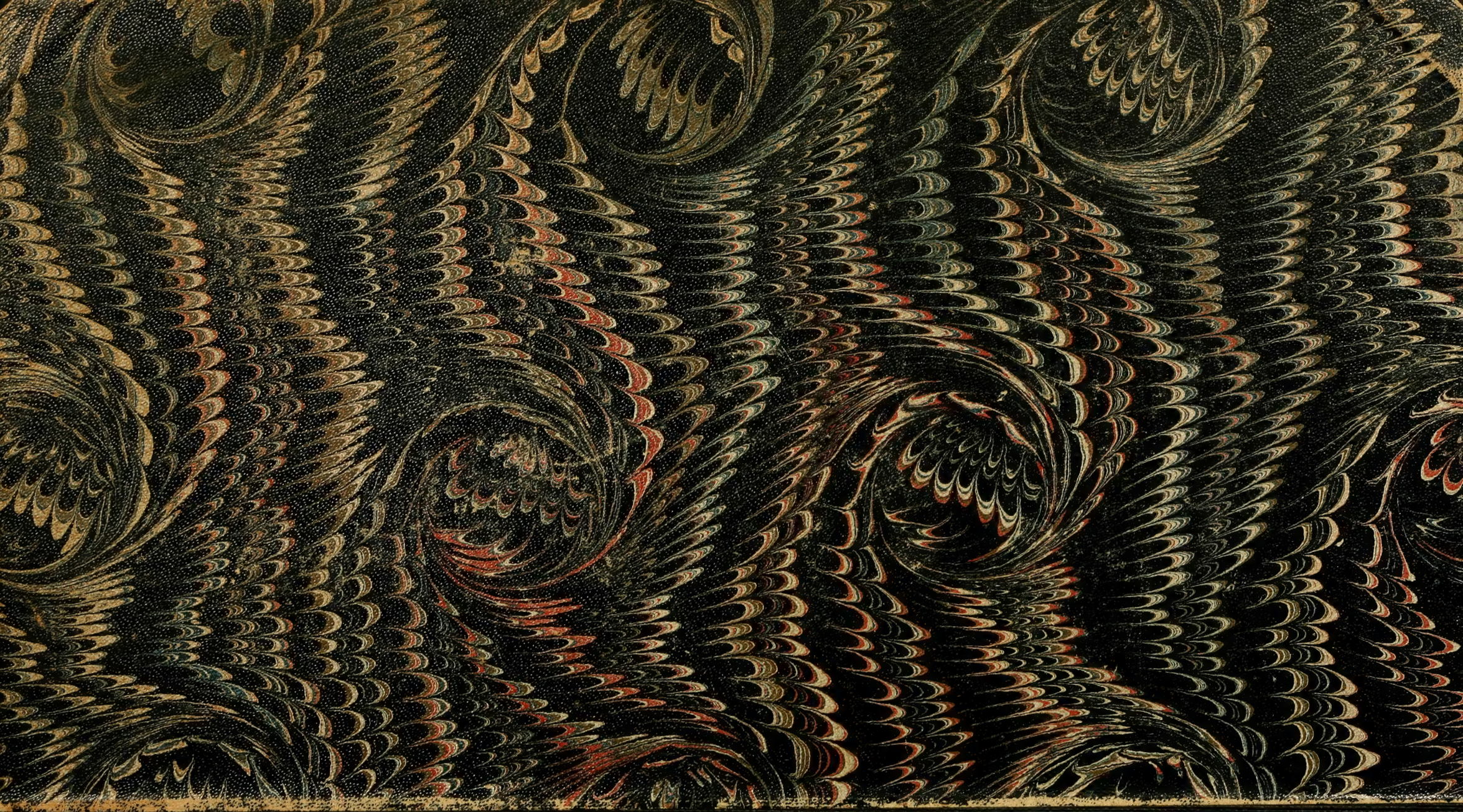


OTTO HARRASSOWITZ

MBL/WHOI
0 0301 0013603 2

# Bastardierung

als Ursache der

# Apogamie im Pflanzenreich

Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre

von

**Dr. Alfred Ernst**

Professor der Botanik an der Universität Zürich

Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1918

Z XI

Ich erhebe in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 20 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Sortimentsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

**Die Agaven.** Beiträge zu einer Monographie. Von **Alwin Berger.** Mit 79 Abbildungen im Text und 2 Verbreitungskarten. (VIII, 288 S. gr. 8°.) 1915.
Preis: 9 Mark.

**Die Pflanze als lebender Organismus.** Von Dr. **Hans Fitting,** o. ö. Prof. der Botanik an der Universität Bonn. (144 S. gr. 8°.) 1917.
Preis: 1 Mark 50 Pf.

**Bau und Leben unserer Waldbäume.** Von Dr. **M. Büsgen,** Professor an der Königl. Preuß. Forstakademie in Hann.-Münden. Zweite umgearbeitete Auflage. Mit 129 Abbildungen im Text. (VIII, 340 S. gr. 8°.) 1917. Preis: 9 Mark.

**Pathologische Pflanzenanatomie.** **In ihren Grundzügen** dargestellt von **Ernst Küster,** Professor der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. (XI, 447 S. gr. 8°.) 1916. Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark 20 Pf.

Inhalt: Einleitung. — **Spezieller Teil:** 1. Panaschierung. — 2. Etiolement und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — **Allgemeiner Teil:** 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister.

**Zeitschrift für Botanik,** Band VIII, Heft 6:
Man sieht es der neuen Auflage des bekannten und geschätzten Buches an, daß der Verfasser in den 13 Jahren seit dem Erscheinen der ersten Auflage auf dem behandelten Gebiet unermüdlich weiter gearbeitet hat, und so hat das Buch in jeder Hinsicht eine beträchtliche Erweiterung, Vertiefung und Vervollkommnung erfahren. . . . Alles in allem hat der Verfasser durch eine peinliche Berücksichtigung der umfangreichen und zerstreuten Literatur ein nahezu vollkommenes Bild dessen, was wir auf diesem Gebiet wissen, gegeben, und so ist zu erwarten, daß auch die neue Auflage in erhöhtem Maße anregend und befruchtend wirken wird.

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte,** gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

**Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik.** Von **J. P. Lotsy.**

Erster Band: **Algen und Pilze.** Mit 430 Abbildungen im Text. (IV, 828 S. gr. 8°). 1907. Preis: 20 Mark.

Zweiter Band: **Chormophyta zoidogamia.** Mit 553 Abbildungen im Text. (II, 902 S. gr. 8°). 1909. Preis: 24 Mark.

Dritter Band: **Chormophyta siphonogamia.** Erster Teil. Mit 661 Abbildungen im Text. (II, 1055 S. gr. 8°). 1911. Preis: 30 Mark.
Der 2. Teil des dritten Bandes befindet sich im Druck.

**Botanische Jahrbücher,** Band 44:
In den letzten Jahrzehnten hat das Studium der Archegoniaten teils durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zahlreicher Forscher, teils durch wertvolle paläontologische Entdeckungen so große Fortschritte gemacht, daß eine Gesamtdarstellung dieser in phylogenetischer Beziehung uns ganz besonders interessierenden Pflanzen sehr wünschenswert war. Lotsy hat nun mit weitestgehender Berücksichtigung aller einschlägischen Literatur und immer unter Verfolgung phylogenetischer Fragen uns ein Handbuch geliefert, das entschieden Anerkennung verdient und jedem Fachbotaniker unentbehrlich ist, zumal aus den herangezogenen Schriften alle nur einigermaßen wichtigen Figuren kopiert sind.

**Botanisches Zentralblatt,** Nr. 10 vom 3. März 1910:
Eine Literaturzusammenfassung, aber diese ist so klar geschrieben und so erschöpfend selbst in Detailfragen, daß sie bei der gegenwärtigen schweren Übersehbarkeit aller in Betracht kommenden Publikationen für jeden Fachgenossen ein außerordentlich nützliches Hilfsmittel darstellt, um sich rasch und zuverlässig über den Umfang und die Lücken unserer Kenntnisse bei einer bestimmten Pflanzengruppe zu orientieren. Tischler, Heidelberg.

**Die Entstehung der Pflanzengallen** **verursacht durch Hymenopteren.** Von Prof. Dr. **Werner Magnus.** Mit 32 Abbildungen im Text und 4 Doppeltafeln. (VIII, 160 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 9 Mark.

Er 66

# Bastardierung

## als Ursache der

# Apogamie im Pflanzenreich

Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre

von

**Dr. Alfred Ernst**

Professor der Botanik an der Universität Zürich

Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1918

Alle Rechte vorbehalten

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Meinem lieben Vater

zum siebenzigsten Geburtstag

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

# Vorwort.

Ein wissenschaftliches Buch ohne Beziehungen zu den weltbewegenden Fragen und Ereignissen der Gegenwart, ohne Anregung zu ihrer Beurteilung und Lösung, eine einfache Darlegung von Untersuchungsresultaten und Fragestellungen über die Fortpflanzungserscheinungen pflanzlicher Lebewesen — — unsere Zeit ist für Werke dieser Art nicht günstig. Im berechtigten Bestreben, ihre Tätigkeit mit den Forderungen des Tages in Einklang zu bringen, haben viele Gelehrte versucht, an der Lösung der Zeitfragen mitzuwirken und sich in den Dienst wirklicher, bisweilen auch nur vermeintlicher Bedürfnisse der Gegenwart gestellt. Vielorts ist dies nicht ohne Überschreitung der Fachgebiete und Kompetenz und daher vielleicht nicht immer ohne Schaden für die Wissenschaft und ihre Pflegestätten erfolgt. Verlangt die neue Zeit wirklich, daß alle Kreise der früheren wissenschaftlichen Tätigkeit gestört und dem Nützlichkeitsprinzip geopfert werden? Gewiß nicht. Augenblickserfolge werden Veröffentlichungen, welchen eine solche Einstellung fehlt, zwar nicht erblühen; ihrer Berechtigung und ihrer Notwendigkeit für den Ausbau des Kulturlebens geschieht damit aber kein Abbruch. Neue Annäherung im geistigen Leben der entfremdeten Völker ist vielleicht gerade durch die rein wissenschaftliche Arbeit zu erreichen, die keinen Interessengegensätzen dient. Eine Aufforderung zu gemeinschaftlicher Arbeit auf verschiedenen Spezialgebieten der Biologie enthält auch die vorliegende Studie. Sie geht von langjährigen Untersuchungen aus, deren letzte Ergebnisse einen neuen Weg zur Erforschung vieler Fortpflanzungsvorgänge im Pflanzenreich zu weisen scheinen. Aus Einleitung und Schluß einer geplanten kurzen Mitteilung über die Parthenogenesis von Chara crinita ist schließlich der vorliegende Band geworden.

Die Beantwortung der aufgeworfenen Frage nach der Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung der Apogamie im Pflanzenreich verlangt eine große Zahl von Untersuchungen verschiedenster Art, deren Durchführung weit über Zeit und Kraft eines einzelnen

Forschers, wohl auch über die Leistungsfähigkeit eines einzelnen Institutes hinausgeht. Es handelt sich also nicht darum, in den Abschnitten dieses Buches nur die bisherigen Resultate eigener Untersuchungen mitzuteilen, die Richtlinien weiterer Untersuchungen zu fixieren und dadurch gewissermaßen ein eben angeschürftes Forschungsgebiet mit Beschlag zu belegen. Durch eingehende Besprechung der Fortpflanzungsvorgänge einer größeren Anzahl von Pflanzen aus allen Stämmen des Pflanzenreichs wird vielmehr versucht, die allgemeine Gültigkeit und Bedeutung der neuen Fragestellung herauszuarbeiten und eine breite Grundlage zu schaffen, auf der weitere Untersuchungen ansetzen können. Anregung zu solchen in einen möglichst weiten Kreis von Biologen zu tragen, Forscher verschiedener Spezialgebiete, an verschiedenen Orten und unter verschiedenen Arbeitsbedingungen für die Bastardhypothese zu interessieren und um ihre Berücksichtigung bei neuen Untersuchungen zu werben, ist der Hauptzweck des Buches.

Dankbar empfinde ich es, daß mir gerade in der jetzigen Zeit selber die Gelegenheit zur Durchführung solcher Untersuchungen geschaffen worden ist. Von seiten der Universitätsbehörden und der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich wurde mir Unterstützung verschiedenster Art in reichem Maße gewährt. An anderer Stelle ist erwähnt, in welch zuvorkommender und uneigennütziger Weise mir die Hilfe von Gelehrten fast aller Länder Europas in der Beschaffung der Versuchspflanzen zuteil wurde. Auch während der Kriegszeit sind mir noch zu wiederholten Malen lebende Pflanzen aus Schweden und Dänemark, Österreich und Italien, England und Deutschland und neuerdings sogar aus Neuseeland und Australien zugekommen. Assistenten und Präparator des mir unterstellten Institutes haben mich bei den zahlreichen manuellen Arbeiten bereitwillig und mit Geschick unterstützt; meinem langjährigen Assistenten Dr. Arthur Scherrer verdanke ich die sorgfältige Ausführung der Vorlagen für die Mehrzahl der neuen Illustrationen.

In ganz besonderem Maße bin ich dem Chef und dem leitenden Personal der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena verpflichtet, welche die Herausgabe dieses Buches übernommen und in aufopfernder Weise durchgeführt haben. In der Ausstattung des Werkes, das weit über den vorgesehenen Umfang hinausgewachsen ist, wurde mir in jeder Hinsicht das bereitwilligste Entgegenkommen gezeigt und keine Mühe gescheut, um die zahllosen durch die Zeitlage

bedingten Schwierigkeiten zu überwinden. Zwei Übelstände haben sich nicht vermeiden lassen. Das Buch erscheint erst zwei Jahre nach dem Abschluß des Manuskriptes. Eine ganze Anzahl der seit Herbst 1916 erschienenen Arbeiten, besonders die jetzt erst verspätet eintreffende Zeitschriftenliteratur, konnte während des Druckes nicht oder nicht mehr in wünschenswertem Maße berücksichtigt werden. Die Titel dieser Arbeiten sind am Schlusse des Literaturverzeichnisses zusammengestellt. Die Erschwerung des Postverkehrs und anderes mehr machte eine Einschränkung der Korrektursendungen notwendig; einige recht unliebsame Ungenauigkeiten und störende Druckfehler wurden übersehen und mußten nachträglich berichtigt werden. Für beide Mängel wird um Nachsicht gebeten.

In meinen experimentellen Arbeiten, in der Sichtung eines weitschichtigen Tatsachenmateriales der botanischen und zoologischen Literatur und im Bestreben, die bis jetzt noch fehlenden Fäden zur Verknüpfung völlig unabhängig erscheinender Vorgänge aufzufinden, habe ich in den letzten Jahren viele Stunden des Vergessens und der Befreiung von dem schwer lastenden Druck des Weltgeschehens gefunden. Die Absicht, ein Buch zu schreiben, war nicht vorhanden; nun ein solches doch vorliegt, wage ich zu hoffen, es möchte seine Rechtfertigung darin finden, daß es zum Ausgangspunkt für die Beantwortung eines umfangreichen und mannigfaltigen Fragenkomplexes auf den Gebieten der Vererbungs- und Abstammungslehre wird.

Zürich, im Juni 1918.

Alfred Ernst.

# Inhaltsübersicht.


Seite

Einleitung . . . . . 1

Erstes Kapitel. Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich . . . . . 4—34

1. Verbreitung und Formen der Parthenogenesis und Apogamie bei Pflanzen . . . . . 5—12
2. Bisherige Befunde und Hypothesen über die Ursachen von Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich . . . . . 12—26
3. Die Methoden der experimentellen Parthenogenesis und ihre Bedeutung für die Erforschung der Ursache habitueller Parthenogenesis und Apogamie . . . . . 26—32
4. Zusammenfassung . . . . . 32—34

Zweites Kapitel. Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von *Chara crinita* . . . . . 35—48

1. Geschlechtsverhältnisse von *Chara crinita* und Entdeckung ihrer Parthenogenesis . . . . . 35—37
2. Ergebnisse von Kulturversuchen mit *Chara crinita* . . . . . 37—41
3. Bisherige Untersuchungen und Hypothesen zur Kenntnis von Wesen und Ursache der Parthenogenesis von *Chara crinita* . . . . . 41—48
4. Zusammenfassung . . . . . 48

Drittes Kapitel. Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei *Chara crinita* . . . 49—85

1. Das Untersuchungsmaterial . . . . . 49—61
2. Erste orientierende Untersuchungen und weitere Fragestellung . 61—65
3. Feststellung von Befruchtung und Parthenogenesis bei *Chara crinita* des Budapester Standortes . . . . . 66—71
4. Generative oder somatische Parthenogenesis? . . . . . 71—77
5. Die Chromosomenzahl der Kerne amphimiktischer und parthenogenetischer Pflanzen von *Chara crinita* . . . . . 77—82
6. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 83—85

Viertes Kapitel. Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei *Chara crinita* 86—106

1. Versuche über künstliche Entwicklungserregung der Eizellen haploider Pflanzen von *Chara crinita* . . . . . 88—92

Seite

2. Erzeugung diploider Pflanzen von *Chara crinita* durch Unterdrückung der Reduktionsteilung bei der Keimung normal entstandener, diploider Zygosporen . . . . . 92—103
3. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 103—106

Fünftes Kapitel. Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden *Chara crinita* 107—141

1. Characeenbastarde und die Möglichkeit spontaner Bastardierung bei Characeen . . . . . 107—112
2. Über die Möglichkeit spontaner Entstehung von Bastarden der *Chara crinita* . . . . . 112—125
   a) Die systematische Stellung von *Chara crinita* . . . . . 112—114
   b) Die Begleitarten von *Chara crinita* . . . . . 114—119
   c) Geschlechtsverteilung und Chromosomenzahl des zweiten Elters der apogamen *Chara crinita* . . . . . 119—125
3. Beziehungen zwischen hybridem Ursprung der apogamen Form und dem Verschwinden der haploiden normalgeschlechtlichen *Chara crinita* . . . . . 125—130
4. Der Polymorphismus der apogamen *Chara crinita* im Lichte der Hypothese ihres hybriden Ursprunges . . . . . 130—139
5. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 139—141

Sechstes Kapitel. Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie . . . . . 142—157

1. Haploide und diploide Parthenogenesis in Pflanzen- und Tierreich 143—145
2. Der Verlauf der Tetraden- und Reduktionsteilung bei diploider Parthenogenesis und ovogener Apogamie . . . . . 145—150
3. Unterschiede im Verhältnis von Parthenogenesis und Apogamie zu Amphimixis und Apomixis . . . . . 150—155
4. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 155—157

Siebentes Kapitel. Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs . . 158—272

A. Algen und Pilze . . . . . 159—191
   1. *Zygnemaceae* . . . . . 160—173
      a) Resultate bisheriger Untersuchungen über Befruchtung, künstliche und natürliche Parthenogenesis bei *Spirogyra* 160—163
      b) Über das Vorkommen von Apogamie bei *Spirogyra* . 163—169
      c) Über Bastardbildung bei *Spirogyra* . . . . . 169—173
   2. *Fucaceae* . . . . . 173—180
   3. *Phycomycetes* . . . . . 180—191
      a) Amphimixis und Apomixis bei *Mucoraceae* und *Saprolegniaceae* . . . . . 180—184
      b) Experimentelle und natürliche Bastardierung bei *Zygo-* und *Oomyceten* . . . . . 185—191
B. Moose . . . . . 191—199
C. Homospore und heterospore Pteridophyten . . . . . 199—240
   1. Apogamie und Aposporie bei homosporen Filices . . . . 202—232
      a) Kernverhältnisse und Chromosomenzahlen bei apospor-apogamen Farnen . . . . . 206—208
      b) Die Chromosomenzahlen obligat apogamer Farne ohne Aposporie . . . . . 208—219

Seite

c) Die Chromosomenzahlen in Fällen induzierter Aposporie und Apogamie . . . . . 219—221
d) Bisherige Ansichten über die Ursachen von Aposporie und Apogamie bei Farnen . . . . . 222—225
e) Über Farnbastarde und die Möglichkeit des hybriden Ursprunges der apospor-apogamen Formen . . . . . 225—228
f) Zur Methodik experimenteller Untersuchungen zum Nachweis des hybriden Ursprunges der Apogamie und Aposporie bei Farnen . . . . . 228—232
2. Apogamie und Bastardierung bei heterosporen Pteridophyten 232—240
a) Die Apogamie von *Marsilia Drummondii* . . . . . 232—234
b) Partielle Sterilität und Apogamie bei *Selaginella* . . 235—240
D. Angiospermen . . . . . 240—261
1. Die Fortpflanzungsverhältnisse von *Antennaria* . . . . . 240—247
2. Apogamie und Bastardierung bei *Alchemilla* . . . . . 247—253
3. Beziehungen zwischen Amphimixis, Bastardierung und Apogamie in der Gattung *Hieracium* . . . . . 253—261
E. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 261—272
Algen und Pilze . . . . . 261—265
Moose . . . . . 265—266
Pteridophyten . . . . . 266—269
Angiospermen . . . . . 269—272

Achtes Kapitel. Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hybrider Angiospermen . . . . . 273—318

1. Bisherige Befunde über Entstehung, Häufigkeit, Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung von Artbastarden . . . . . 273—282
2. Bedeutung des heterozygotischen Charakters der Kerne für die somatische und generative Entwicklung der Hybriden . . . . 282—286
3. Die Pollenentwicklung bei den apogamen und hybriden Angiospermen . . . . . 286—299
a) Anomalien im Verlauf der Pollenbildung bei apogamen Angiospermen . . . . . 286—291
b) Die Pollenbildung bei hybriden Angiospermen . . . . . 291—299
4. Embryosackentwicklung und Eibildung bei apogamen und hybriden Angiospermen . . . . . 299—308
5. Die Entwicklungserregung der Eizelle im Embryosacke der Apogamen . . . . . 308—315
6. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 315—318

Neuntes Kapitel. Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen . . . . . 319—365

A. Die Chromosomenzahlen der apogamen und verwandter sexueller Angiospermen . . . . . 321—326
B. Die Chromosomenzahlen von hybriden Angiospermen . . . . 326—342
1. Bastarde mit iso- und hetero-diploider Chromosomenzahl . 326—331
a) Bastarde zwischen gleichchromosomigen Eltern . . . 326—327
b) Bastardierung zwischen Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl . . . . . 327—331
2. Bastarde mit tetraploider Chromosomenzahl . . . . . 331—341
a) Primula Kewensis . . . . . 332—335
b) Primula sinensis gigas . . . . . 335—337
c) Die Gigas-Formen in der Gattung Oenothera . . . . 337—341

Seite

3. Die Beziehungen zwischen Chromosomenverdoppelung, Hybridismus und Apogamie . . . . . 341—342
C. Zeitpunkt und Mechanik der Chromosomenvermehrung bei Apogamen und bei Bastarden . . . . . 343—363
1. Entstehung von Tetraploidie infolge abnormaler Teilungen von Zygotenkernen oder Vereinigung diploider Gameten . 343—352
2. Triploidie und Ditriploidie als Folge dispermatischer Befruchtung . . . . . 352—355
3. Bedeutung der Bastardierung für das Auftreten abnormaler Teilungen von Zygotenkernen, die Bildung diploider Gameten und dispermatische Befruchtung . . . . . 355—360
4. Bastardierung zwischen gleich- und verschiedenchromosomigen Eltern und ihre Bedeutung für die Entstehung der Apogamen . . . . . 360—363
D. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 363—365

Zehntes Kapitel. Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie: Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung 366—405
1. Einseitige und „falsche" Bastarde im Pflanzenreich . . . . . 368—377
2. Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Erscheinungen der heterogenen Kreuzung im Tierreich und den metromorphen Pflanzenbastarden . . . . . 377—385
3. Wirkliche und vermeintliche Fälle von Merogonie im Pflanzenreich 385—390
4. Pseudogamie und „fausse hybridation" als induziert apogame Entwicklung an Artbastarden . . . . . 391—401
5. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 402—405

Elftes Kapitel. Hybrider Ursprung und Parthenokarpie 406—432
1. Über die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges der Kulturbananen . . . . . 411—426
a) Bisherige Ansichten über die Entstehung der Kulturbananen 412—415
b) Die Pollenentwicklung der Kulturbananen . . . . . 415—418
c) Die Ausbildung der Samenanlagen und des Embryosackes bei Kulturbananen . . . . . 418—420
d) Die Chromosomenzahlen von wilden und Kulturbananen . 420—423
e) Die Möglichkeit der Befruchtung und Kreuzung von Kulturbananen . . . . . 424—426
2. Befunde bei anderen parthenokarpen Pflanzen . . . . . 426—428
3. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 428—432

Zwölftes Kapitel. Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen . . . . . 433—473
I. Autonome und induzierte Nucellarembryonie . . . . . 440—454
1. Abhängigkeit der Adventivembryonen-Bildung von den Vorgängen der Bestäubung und Befruchtung . . . . . 446—449
2. Verschiedenheiten im Ort der Entstehung der Adventivembryonen . . . . . 450—454
II. Über die Ursachen der Nucellarembryonie und ihre Stellung zu anderen Formen apomiktischer Fortpflanzung . . . . . 454—470
1. Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und ovogener Apogamie . . . . . 459—462
2. Nucellarembryonie und Aposporie . . . . . 462—464
3. Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und Parthenokarpie 464—470
III. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 470—473

Seite

Dreizehntes Kapitel. Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation 474–535

A. Die Möglichkeit des hybriden Ursprunges steriler, Bulbillen tragender Angiospermen . . . . . 476—512

1. Lilium bulbiferum . . . . . 479—483
2. Bulbillentragende Agaven . . . . . 483—490
3. Cardamine bulbifera (L.) Crantz . . . . . 490—500
4. Poa alpina L. f. vivipara . . . . . 500—512

a) Bisherige Untersuchungen über Vorkommen, Standortsverhältnisse der verschiedenen Formen von *Poa alpina* und Ergebnisse von Kulturversuchen . . . . . 501—506

b) Untersuchungen über Entstehung und Bau der Blüten in viviparen Ährchen . . . . . 506—507

c) Neue Fragestellung auf Grund der Bastardhypothese . 507—512

B. Bastardierung als Ursache des Geschlechtsverlustes bei Moosen und polymorphen Thallophyten . . . . . 512—530

1. Moose mit ausschließlich vegetativer Vermehrung . . . . 512—515
2. Morphologisch hochdifferenzierte Algen mit ausschließlicher Fortpflanzung durch Propagation . . . . . 515—527

a) Die Formenbildung in der Gattung Caulerpa . . . . 515—526

b) Geschlechtsverlust und Formenbildung der Udoteae . . 526—527

3. Über die Möglichkeit des Nachweises von Hybridisation als Ursache des Geschlechtsverlustes bei Pilzen . . . . . 527—530

C. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 530—535

Vierzehntes Kapitel. Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich . . . . . 536—588

I. Sterilität infolge Korrelations- und Ernährungsänderungen in Blüten . . . . . 537—542

II. Cytologische Veränderungen als Ursache von Sterilität . . . . 542—555

1. Fertilität und Sterilität von apospor entstandenen diploiden und tetraploiden Laubmoos-Gametophyten . . . . . 542—545
2. Fertilität und Sterilität der durch vegetative Sprossung entstehenden Gigas-Formen von Angiospermen . . . . . 545—553
3. Sterilität als Folge einer Chromatindiminution? . . . . 553—555

III. Der Einfluß abgeänderter Lebensbedingungen auf die Ausbildung der Sexualzellen und die Fertilität . . . . . 555—574

1. Störungen in der Sporen- und Gametenbildung durch direkte Beeinflussung . . . . . 556—565
2. Sterilität als Folge künstlicher und natürlicher Standortsänderung . . . . . 565—574

a) Die Sterilität von Kulturpflanzen . . . . . 565—569

b) Unfruchtbarkeit bei eingebürgerten exotischen Arten . 569—571

c) Unfruchtbarkeit von Pflanzen an den Grenzen ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete . . . . . 571—574

IV. Sterilität oder Geschlechtsverlust infolge parasitärer Einwirkungen 575—583

V. Zusammenfassung und Thesen . . . . . 583—588

Seite

Fünfzehntes Kapitel. Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung . . . . . 589—615

1. Übersicht über die Fortpflanzungserscheinungen der Bastarde . 589—596
2. Apogamie, vegetative Propagation und der Artbegriff . . . . 596—599
3. Apomiktische Bastarde als Zentren neuer Formenbildung? . . 599—608
   a) Formenbildung durch vegetative Spaltung und somatische Neukombination . . . . . 599—601
   b) Neue Formenbildung durch Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung? . . . . . 602—608
4. Bedeutung des Nachweises von Bastardierung als Ursache der Apogamie für die Deszendenzlehre . . . . . 608—615

Literaturverzeichnis und Autorenregister . . . . . 616—641

Namen- und Sachregister . . . . . 642—665

Berichtigungen . . . . . 666

# Einleitung.

In den letzten Jahrzehnten sind auf den verschiedensten Gebieten der Tier- und Pflanzenkunde so viele übereinstimmende Resultate gewonnen worden, daß sich neben den Wissenschaften der Botanik und der Zoologie im engeren Sinne die vergleichende Disziplin der allgemeinen Biologie entwickeln konnte. Neben der Erforschung des elementaren Aufbaues und der Grundeigenschaften der lebenden Substanz, der vergleichenden Darstellung von Morphologie und Physiologie der Zelle, bilden vor allem die in neuester Zeit viel diskutierten Probleme der Zeugung, der Vererbung und der Artbildung ihre wichtigsten Aufgaben. In allen Teilgebieten der allgemeinen Biologie ist mit Erfolg die Einheit der wichtigsten Erscheinungen in beiden Organismenreichen festgestellt worden. Es muß daher einigermaßen überraschen, daß trotz dieser Übereinstimmung in fast allen Äußerungen des Lebens, gerade in den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen weitgehende Unterschiede zu existieren scheinen. Sie bestehen in der verschiedenen Bedeutung des Generationswechsels im Entwicklungsgange der höher organisierten Tiere und Pflanzen einerseits, vor allem aber in dem so verschiedenartigen Verhältnis zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung anderseits. Schuld daran, daß diese Unterschiede bis jetzt fast diskussionslos übergangen worden sind, mag zum Teil wenigstens der Umstand tragen, daß gerade die beiden letzten Bezeichnungen auf botanischem und zoologischem Gebiete in verschiedenem Sinne gebraucht werden. Die Zoologen teilen die ohne Befruchtung erfolgenden Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgänge in eingeschlechtliche und ungeschlechtliche ein. Ihre eingeschlechtliche Fortpflanzung umfaßt alle diejenigen Erscheinungen, in welchen es sich, im Gegensatz zu ungeschlechtlichen Fortpflanzungsvorgängen (wie z. B. der Fragmentation und der Knospung), um die Entwicklung einer Geschlechtszelle und damit wirklich um eine auch zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung in einem gewissen Gegensatze stehende Art der Fortpflanzung handelt. Von den meisten Botanikern werden eingeschlechtliche und ungeschlechtliche Arten der Fortpflanzung nicht auseinander gehalten, sondern nur ungeschlechtliche (monogene) Fortpflanzung aus

spontan sich weiter entwickelnden Zellen einer Mutterpflanze und geschlechtliche (digene) Fortpflanzung unterschieden, deren Verlauf durch die Verschmelzung von zwei vorher getrennten Zellen, der Gameten, eingeleitet wird (vgl. z. B. Jost 1913, S. 496.) Das ist wohl darin begründet, daß bei zahlreichen niederen Formen die Vermehrungszellen sich je nach den äußeren Bedingungen bald als Gameten, bald als vegetative Sporen verhalten und auch bei den höher organisierten Pflanzen Fälle typisch eingeschlechtlicher gegenüber solchen typisch ungeschlechtlicher Fortpflanzung außerordentlich selten sind.

Trotzdem die Unterschiede in Bedeutung und Verbreitung der beiden Fortpflanzungsarten durch den verschiedenen Sprachgebrauch etwas verwischt werden, treten sie bei der Betrachtung der Fortpflanzung höher organisierter Tiere und Pflanzen doch scharf hervor.

Die höchst organisierten Tiere pflanzen sich ohne Ausnahme geschlechtlich fort, und die moderne Zoologie hat der Auffassung Bahn gebrochen, daß nach Erreichung einer bestimmten Organisationsstufe geschlechtliche Fortpflanzung im Entwicklungszyklus eines tierischen Organismus sozusagen unerläßlich sei. Auch bei solchen Tieren, die neben der geschlechtlichen Fortpflanzung (Amphimixis) noch ungeschlechtliche oder eingeschlechtliche Fortpflanzung aufweisen, folgt einer kürzeren oder längeren Reihe von Generationen monogen erzeugter Individuen sicher eine geschlechtlich (digen) erzeugte Generation nach. Im Pflanzenreich dagegen gibt es in den niedersten bis zu den höchstentwickelten Verwandtschaftskreisen zahlreiche Vertreter, für welche außer der ungeschlechtlichen (monogenen) Vermehrung keine andere Art der Fortpflanzung bekannt ist. Verschiedene Formenreihen niederer pflanzlicher Organismen umfassen einfachste, sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzende Formen, solche mit Zwischenstadien zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung und höchst entwickelte mit typisch geschlechtlicher Fortpflanzung. Innerhalb dieser Reihen ist sehr wahrscheinlich die allmähliche Entwicklung der geschlechtlichen aus der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu verschiedenen Malen unabhängig erfolgt. Steht also nach der Ansicht zahlreicher Forscher fest, daß ein Teil der niederen pflanzlichen Organismen noch nicht zur Ausbildung geschlechtlicher Fortpflanzung gelangt ist, und sich ausschließlich monogen, durch ungeschlechtliche Schwärmer oder andere ungeschlechtliche Vermehrungszellen fortpflanzt, so ist wohl ebenso sicher, daß ein anderer Teil derselben sekundär einen Verlust einer ehemals vorhandenen geschlechtlichen Fortpflanzung erfahren hat. So sind unter den Grünalgen zahlreiche vegetativ recht hochentwickelte Formen vorhanden, für die (z. B. *Caulerpa*, verschiedene *Udoteaceae*) außer der Fragmentation ihres Thallus keine andere Art der Fortpflanzung

oder Vermehrung bekannt ist. Von einer großen Anzahl von Pilzen wissen wir, daß sie die geschlechtliche Fortpflanzung völlig eingebüßt oder nur in reduzierter Form beibehalten haben. Auch unter den höheren Pflanzen, bei Moosen und Farnen, im besonderen aber bei den Samenpflanzen, sind zahlreiche Einzelfälle bekannt, bei denen die geschlechtliche Fortpflanzung völlig verschwunden ist und die Erhaltung der Art und die oft besonders reichliche Vermehrung ihrer Individuen ausschließlich durch vegetative Propagation (Ausläufer, Rhizome, Knollen, Zwiebeln, Bulbillen usw.) stattfindet.

Über die Ursache des im Pflanzenreich so häufigen Verlustes der geschlechtlichen Fortpflanzung existieren kaum mehr als bloße Vermutungen. Eine Grundlage für experimentelle Untersuchungen zu ihrer Feststellung war, wie mir scheint, bis heute noch nicht vorhanden. Im folgenden soll nun eine Arbeitshypothese für die Untersuchung vor allem derjenigen Fälle der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt werden, welche der geschlechtlichen Fortpflanzung noch am nächsten stehen und jedenfalls aus derselben hervorgegangen sind, das heißt der unter den Bezeichnungen Parthenogenesis, Apogamie und Aposporie bekannten Erscheinungen.

Ich schicke der Begründung dieser Arbeitshypothese zunächst eine kurze Darstelluug des Standes unserer Kenntnis dieser eigenartigen Fortpflanzungserscheinungen, der biologischen Verhältnisse ihrer wichtigsten Vertreter, sowie eine gedrängte Darstellung der bisherigen Vermutungen und Hypothesen über ihre Entstehung voraus.

Ausgangspunkt meiner eigenen Darlegungen über die Ursachen dieser Erscheinungen sind Ergebnisse von Untersuchungen an dem berühmtesten Fall habitueller Parthenogenesis im Pflanzenreich, *Chara crinita*. Es handelte sich für mich zunächst nur darum, einen Weg für Untersuchungen speziell über die Ursachen der Parthenogenesis dieser Pflanze zu finden. Die Fragestellung, die sich schließlich ergab, schien mir nicht nur für die weitere Erforschung der Fortpflanzungsvorgänge meiner Versuchspflanze, sondern auch für das Studium aller anderen Fortpflanzungsvorgänge bei Pflanzen anwendbar zu sein, welche de Bary unter der Bezeichnung Apogamie zusammengefaßt und für die später Winkler die Bezeichnung Apomixis vorgeschlagen hat. Nach der Darlegung und Diskussion der bisherigen Ergebnisse auf meinem Spezialuntersuchungsgebiet sowie der weiteren Fragestellung soll also in einigen weiteren Abschnitten geprüft werden, wie sich die Übertragung der neuen Hypothese auf die verschiedenen Kategorien obligat ungeschlechtlicher Fortpflanzung gestalten würde und welche der bis jetzt bekannten Tatsachen zugunsten derselben sprechen.

Erstes Kapitel.

# Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich.

Eine im einzelnen zwar noch ungenaue Kenntnis verschiedener geschlechtsloser oder sich doch nicht geschlechtlich reproduzierender pflanzlicher Organismen war wohl die Ursache, daß die Lehre von der Sexualität der Pflanzen erst spät durchdrang. Nach fast endlosen Diskussionen pro und contra konnte sie nach dem Erscheinen der entscheidenden „Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen" Gärtners (1844) als definitiv bewiesen gelten. Ein eigentümlicher Zufall fügte es sodann, daß nur ein Jahrzehnt später die kaum anerkannte Lehre schon wieder eine Einschränkung erhielt durch die Resultate einer von A. Braun (1856) publizierten Untersuchung „Über Parthenogenesis bei Pflanzen". Als Beispiel für parthenogenetische Fortpflanzung beschrieb Braun neben der seit 1829 im Sexualitätsstreit oft genannten *Cucleboginc ilicifolia* den weiteren Fall der *Chara crinita,* einer Armleuchter-Pflanze, die, wie er nachwies, an der großen Mehrzahl der Standorte ihres weiten Verbreitungsgebietes ausschließlich in weiblichen Exemplaren vorkommt und dennoch überall reichlich keimfähige Sporenfrüchte zur Reife bringt.

Der Begriff der „Parthenogenesis" wurde von Braun sehr weit gefaßt. Er verstand darunter jede Erzeugung von Keimen ohne Mitwirkung männlicher Elemente bei zweifellos geschlechtlich differenzierten Gewächsen. Auf zoologischem Gebiete ist von Anfang an eine engere und bestimmtere Fassung vorgeschlagen worden, die dann in der Folge auch viel weniger Wandlungen erfahren hat.

Unter *lucina sine concubitu* der älteren Naturforscher oder Parthenogenesis verstand Siebold (1856), der Entdecker dieser eigenartigen Fortpflanzungsweise bei Bienen und Schmetterlingen, die „Fortpflanzung durch wirkliche Weibchen, daß heißt, durch mit vollkommen entwickelten jungfräulichen weiblichen Geschlechts-

organen ausgestattete Individuen, welche ohne vorausgegangene Begattung unbefruchtete entwicklungsfähige Eier hervorbringen". Diese Definition ist später von den Zoologen nicht mehr wesentlich verändert worden und nach O. Hertwig (1912, S. 352) ist Parthenogenese die Erscheinung, „daß Zellen, welche sich in den weiblichen Geschlechtsorganen als Eier ausgebildet haben, mehr oder minder weit in den Entwicklungsprozeß eintreten, ohne vorher befruchtet worden, also mit einer männlichen Zelle in Verbindung getreten zu sein". Eine ähnliche Einengung des Begriffes wurde auch in der Botanik notwendig, als sich zeigte, daß „fruchtbare Samenbildung ohne Mitwirkung des Pollens" nicht immer auf der Entwicklung eines Embryos aus der unbefruchteten Eizelle beruht. Mit der Entdeckung der Nucellar-Embryonie bei Angiospermen schied auch das eine der beiden von Braun angegebenen Beispiele für Parthenogenesis aus. Strasburger (1878a und b) erbrachte den Nachweis, daß die Embryonen von *Caelebogyne* zweifellos ohne Befruchtung entstehen, wie bei einigen anderen Blütenpflanzen aber nicht aus der unbefruchteten Eizelle hervorgehen, sondern als adventive Sprossungen des Nucellus in den Embryosack hineinwachsen. So blieb *Chara crinita* bis gegen Schluß des letzten Jahrhunderts das einzige und daher viel zitierte Beispiel einer mit der tierischen Parthenogenesis für identisch gehaltenen Fortpflanzungsart.

## 1. Verbreitung und Formen der Parthenogenesis und Apogamie bei Pflanzen.

Der Parthenogenesis von *Chara crinita* vergleichbare Fortpflanzungsvorgänge sind erst in den letzten 20 Jahren auch bei anderen niederen wie bei höheren Pflanzen nachgewiesen worden.

Zunächst lieferten die Untersuchungen von Klebs (1896 und 1898) den Nachweis, daß Parthenogenesis nicht nur in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Algen und Pilze vorkommt, sondern vor allem auch künstlich veranlaßt werden kann. Das spätere eingehende Studium der Fortpflanzungsverhältnisse bei Algen und Pilzen hat ergeben, daß fast bei allen Formen mit Gameten, die sich in ihrem Bau und offenbar auch in ihren physiologischen Eigenschaften nur wenig von ungeschlechtlichen Vermehrungszellen unterscheiden, parthenogenetische Entwicklungsvorgänge ziemlich häufig sind. Bei *Ulothrix* z. B. bestehen morphologische Unterschiede zwischen typischen Gameten und ungeschlechtlichen Schwärmern in den Größenverhältnissen und der Zilienzahl (siehe Fig. 1); ihr Verhalten aber ist je nach den äußeren Bedingungen verschieden. Auch *Spirogyra*-Arten, andere *Zygnemaceae*, *Cutleria*, selbst typisch oogame *Fucaceae* sind zu gelegentlicher (fakultativer) Parthenogenesis be-

fähigt und können, wie die noch zu besprechenden Versuche von Klebs für *Spirogyra,* von Overton für *Fucus* gezeigt haben, durch Änderung gewisser Außenverhältnisse experimentell zur parthenogenetischen Entwicklung ihrer Gameten oder Eizellen veranlaßt werden.

In den gleichen Verwandtschaftskreisen und auch sonst existieren Pflanzen von verhältnismäßig niedriger Organisation, für welche habituelle Parthenogenesis anzunehmen ist. So ist für *Spirogyra mirabilis* nur die Bildung von Azygosporen bekannt, zahlreiche *Saprolegniaceae* bilden ähnlich der *Characrinita* ihre Oosporen ohne Befruchtung.

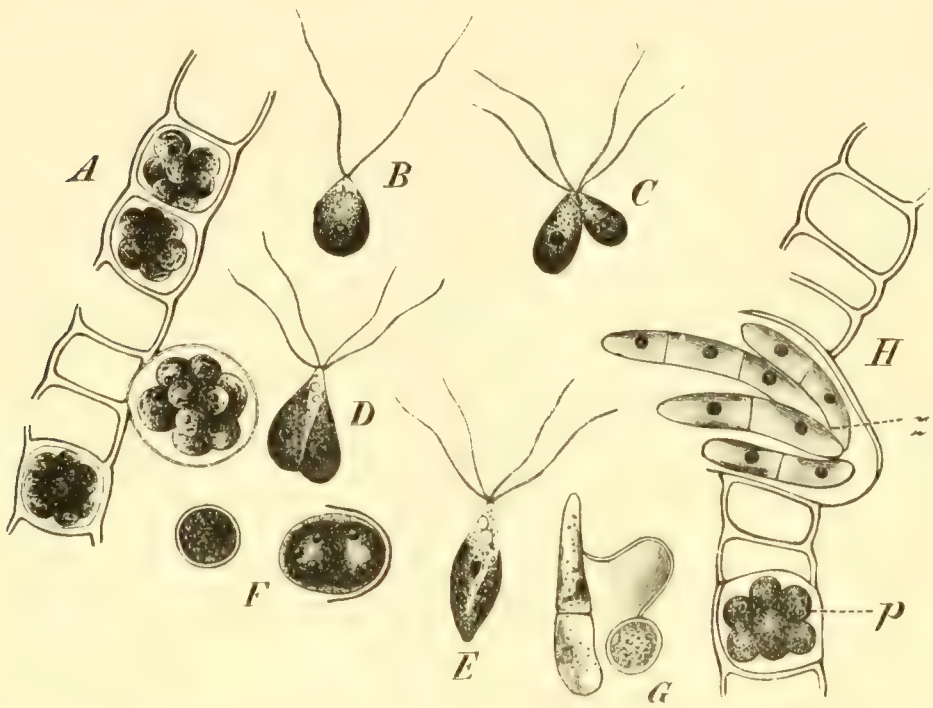



Fig. 1. Zygosporen- und Parthenosporenbildung bei *Ulothrix zonata.* *A* Faden mit ausschlüpfenden Gameten, *B* Gamete, *C, D* Verschmelzung zweier Gameten, *E* und *F* Zygoten vor und nach dem Ruhestadium, *G* Zygoten- oder Parthenosporenkeimung, *H* Faden mit keimenden Zoosporen *(z)* und Parthenosporen *(p).* Aus Klebs (1896, S. 317, Fig. 11).

In überraschender Weise aber hat sich ergeben, daß Keimbildung aus unbefruchteten Eizellen bei den höheren Pflanzen außerordentlich verbreitet ist. Als erstes Beispiel der Embryobildung aus unbefruchteten Eizellen bei Angiospermen ist von Juel (1900b) *Antennaria alpina* beschrieben worden. Seither wurde für eine ganze Reihe weiterer Samenpflanzen Entwicklung der Eizellen oder anderer Zellen des Embryosackes zu Embryonen ohne vorausgehende Befruchtung nachgewiesen oder doch wahrscheinlich gemacht. Dieselbe Fortpflanzungsart wie bei *Antennaria* findet sich z. B. bei einer großen Anzahl von *Alchemilla*-Arten (Murbeck 1901, Strasburger 1905), einigen *Thalictrum*-Arten, wie *Th. Fendleri* (Day 1896) und *Th. purpurascens* (Overton 1902 und 1904), *Ficus hirta* (Treub 1902), einer Reihe von *Taraxacum*-Arten (Raunkiaer 1903, Juel 1904) und *Hieracium*-Arten (Ostenfeld und Raunkiaer 1903, Murbeck

1904), *Wikstroemia indica* (Winkler 1904 und 1906, Strasburger 1909a), bei diversen Saprophyten aus den Familien der *Burmanniaceae* (Meyer 1909, Ernst und Bernard 1912), Gentianaceen (Ernst 1913a), bei *Elatostema*-Arten (Strasburger 1910d), bei *Triuridaceae* (Wirz 1910), bei schmarotzenden *Balanophoraceae* (Treub 1898, Lotsy 1899, Ernst 1913), *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyake 1908), bei den Compositen *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912) und *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1916).

Von Gymnospermen ist bis jetzt einzig *Pinus Pinaster* als Beispiel für Parthenogenesis genannt worden. Indessen sind die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Pflanze noch nicht in dem Maße erforscht, daß sie eine allseitig befriedigende Erklärung gefunden hätten. Dagegen sind, ähnlich wie unter den Angiospermen, auch unter den Pteridophyten eine größere Anzahl von Arten und Gattungen bekannt geworden, bei welchen die geschlechtliche Fortpflanzung durch Parthenogenesis oder andere im Effekt auf dasselbe hinauskommende asexuelle Fortpflanzungsvorgänge ersetzt worden ist. Auf einige besonders interessante Beispiele solcher Pteridophyten wird an anderer Stelle eingetreten werden.

Bei der Mehrzahl dieser Pteridophyten und Angiospermen ist die ungeschlechtliche Keimbildung mit dem Verluste der geschlechtlichen Fortpflanzung verknüpft. De Bary (1878, S. 479) hat ihre eigenartigen Fortpflanzungsvorgänge unter der Bezeichnung Apogamie zusammengefaßt und verstand darunter die Erscheinung, „daß einer Spezies (oder Varietät) die sexuelle Zeugung verloren geht und durch einen anderen Reproduktionsprozeß ersetzt wird“. Da neuere Autoren, dem Beispiele Juels folgend, den Ausdruck Apogamie vielfach nicht mehr im de Baryschen Sinne verwendeten, sondern ihm eine engere Bedeutung beilegten, hat Winkler (1908) denselben in seiner ursprünglichen Bedeutung durch die Bezeichnung Apomixis ersetzt. Unter Apogamie im engeren Sinne versteht er nunmehr die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten.

Die Erforschung der natürlichen Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich ist seit 1900 sozusagen zu einem besonderen Forschungsgebiet geworden. Schon 1908 hat H. Winkler darüber in seiner Studie „Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich“ eine treffliche Zusammenfassung und Besprechung gegeben und 1913 über den gleichen Gegenstand eine kürzere, auch die neuere Literatur berücksichtigende Fassung im Handwörterbuch der Naturwissenschaften veröffentlicht. Auf die Literaturangaben dieser beiden Übersichten, sowie auf deren allgemeine Kapitel sei an dieser Stelle eindringlich hingewiesen.

Nach Winkler (1908, S. 303) und unter Berücksichtigung

einiger Abänderungsvorschläge Hartmanns (1909) sind die folgenden Untergruppen von Apomixis zu unterscheiden und wie folgt zu definieren:

1. Parthenogenesis, d. i. die apomiktische Entstehung eines Individuums aus einem Ei, und zwar:
   a) diploide[1]) Parthenogenesis, wenn das Ei einen Eikern mit der diploiden, unreduzierten Chromosomenzahl besitzt,
   b) haploide[1]) Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden, reduzierten Chromosomenzahl ausgestattet ist.
2. Apogamie, d. h. apomiktische Entstehung eines Individuums aus vegetativen Zellen des Geschlechtsindividuums, und zwar:
   a) diploide Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, von denen die Entwicklung ausgeht, in ihren Kernen die diploide Chromosomenzahl besitzen,
   b) haploide Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Individuums nur die haploide Chromosomenzahl führen.
3. Vegetative Propagation, d. h. Ersatz der Befruchtung durch Ausläuferbildung, Entstehung blattbürtiger Sprosse, Viviparie und ähnliche Vorgänge.

Diese Definitionen basieren in der Hauptsache auf dem Studium apomiktischer Fortpflanzungserscheinungen bei Archegoniaten und Samenpflanzen. Ihr Verständnis setzt die Kenntnis des eigenartigen Generationswechsels dieser Pflanzen voraus. Er äußert sich bekanntlich darin, daß in deren Entwicklungszyklus zwei morphologisch und auch in der Art der Fortpflanzung verschiedene Entwicklungsformen regelmäßig miteinander wechseln. Die eine der beiden Generationen, die Geschlechtsgeneration (Gametophyt), pflanzt sich geschlechtlich durch Gameten (Eizellen, Spermatozoiden oder Spermakerne) fort, die in besonderen Sexualorganen erzeugt werden. Die ungeschlecht-

[1]) H. Winkler hat in seinen Definitionen nicht die Bezeichnungen haploid und diploid, sondern somatisch (statt diploid) und generativ (statt haploid) gebraucht. Diese Bezeichnungen gingen sehr wohl an für die Fortpflanzung der Blütenpflanzen, bei denen sich das Soma einigermaßen mit dem Sporophyten, die generativen Elemente einigermaßen mit dem Gametophyten decken. Eine Ausdehnung dieser Begriffe auf niedere Pflanzen, bei denen Gametophyt und Sporophyt in vegetativer Hinsicht gleich gut entwickelt sind, oder der Gametophyt eine weitergehende vegetative Entwicklung erfährt und das Soma darstellt, ist unbequem und irreführend. Die von Hartmann für die Darstellung der Fortpflanzungsvorgänge bei Protisten gewählten Abänderungen in haploid (statt generativ) und diploid (statt somatisch) scheinen mir auch für alle anderen Organismen passender zu sein, deren Vegetationskörper nicht Diplo-, sondern Haplophase ist. Das ist speziell auch bei den Characeen der Fall, mit welchen sich die nächsten Kapitel beschäftigen, und ich ziehe daher im folgenden die Hartmannschen Bezeichnungen vor.

liche Generation (Sporophyt) bildet in besonderen Behältern, den Sporangien (Pollensäcke und Samenanlagen bei Gymnospermen u. Angiospermen), ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Sporen (Pollenkörner und Embryosäcke der Samenpflanzen) durch den Prozeß der Tetradenteilung. Die beiden Generationen unterscheiden sich auch, wie zuerst von E. Overton (1893) festgestellt und nachher von Strasburger bestätigt worden ist, durch die Chromosomenzahl ihrer Kerne. Die Chromosomenzahl der Geschlechtsgeneration und ihrer Gameten ist einfach (haploid). Durch die Vereinigung zweier Gameten entsteht ein diploider Zygotenkern, dessen Chromosomenzahl normalerweise bei allen höheren Pflanzen in der aus der Zygote hervorgehenden ungeschlechtlichen Generation bis zur Bildung ihrer Fortpflanzungszellen, der Sporen, beibehalten wird. Mit dem Vorgang der Tetradenteilung der Sporenmutterzellen kombiniert sich der Vorgang der Chromosomenreduktion, so daß Sporen mit haploider Chromosomenzahl erzeugt werden (Fig. 2).

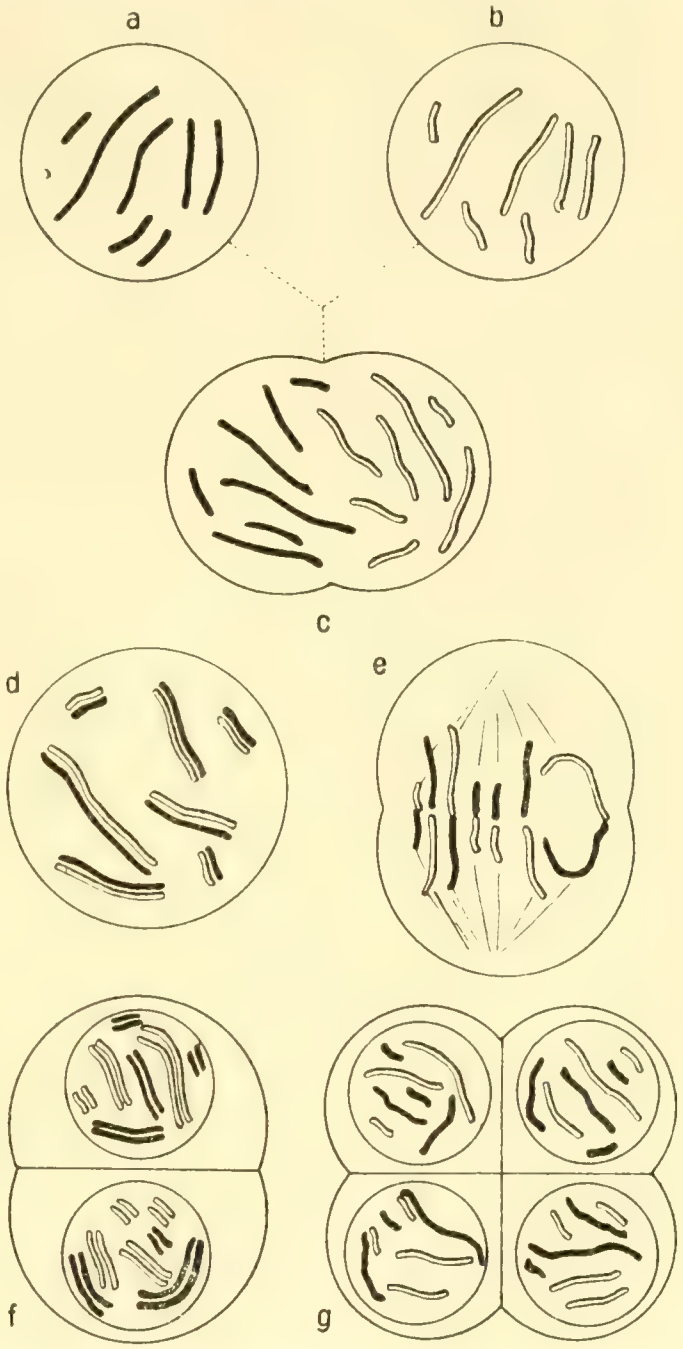



Fig. 2. Schema des Befruchtungsprozesses und der Reduktionsteilung bei Angiospermen. *a* und *b* Kerne der zur Vereinigung kommenden Gameten (Eikern und Spermakern), *c* diploider Chromosomensatz in der Zygote und den somatischen Zellen des Sporophyten, *d* und *e* Prophasen und Spindel der heterotypischen Teilung, *f* Prophasen des zweiten Teilungsschrittes der Reduktions- und Tetradenteilung der Pollenmutterzellen, *g* junge Pollentetrade. Nach Rosenberg (1907, Fig. III, S. 150).

Bei der Aufstellung seiner Definitionen von Parthenogenesis und Apogamie betrachtete es Winkler für maßgebend, daß in den einen Fällen der Sporophyt aus einer Eizelle, in anderen aus einer oder mehreren vegetativen Körperzellen hervorgeht. Erst in zweiter Linie legte er Gewicht auf die Zahl der Chromosomen, die sich in dem Kerne der Ausgangszelle finden. Damit stellte er seine Definitionen in scharfen Gegensatz zu den Ansichten Strasburgers, der den Hauptnachdruck auf die Chromosomenzahl legte und die Bezeichnung Parthenogenesis nur für solche Fälle angewendet wissen wollte, bei denen (1907a, S. 170) „ein haploides, somit auf Befruchtung eingerichtetes Ei mit seiner einfachen Chromosomenzahl in die Keimbildung eintritt". Nun hat die Untersuchung sämtlicher Fälle spontaner Eientwicklung bei Angiospermen zu dem übereinstimmenden Resultat geführt, daß der bei den normal geschlechtlichen Arten mit dem Generationswechsel verbundene Wechsel in der Chromosomenzahl unterbleibt. Damit fällt auch der Reduktionsvorgang bei der Teilung der Kerne in den Sporenmutterzellen, oder wenigstens in den der Bildung der Kerne des weiblichen Gametophyten vorausgehenden Teilungen der Embryosackmutterzellen aus. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation dieser Pflanzen weisen in ihren Kernen gleichviel Chromosomen auf und zwar, bezogen auf die Chromosomenzahl nächstverwandter geschlechtlich gebliebener Arten, mindestens deren diploide Anzahl. Nach Winkler ist diese mit Ausschaltung der Chromosomenreduktion verbundene Eientwicklung, da die Chromosomenzahl der Kerne während des ganzen Entwicklungszyklus diejenige der ungeschlechtlichen Generation ist, als somatische Parthenogenesis zu bezeichnen.

Winklers Auffassung ist nicht überall angenommen worden. Ein Teil der Forscher, die sich mit Fortpflanzungsfragen beschäftigt haben, beschränken mit Strasburger und Tischler die Bezeichnung Parthenogenesis auf diejenigen Fälle, in denen die Keimbildung aus einer Gamete oder einer Eizelle mit generativer Chromosomenzahl erfolgt. Die Weiterentwicklung einer Eizelle mit diploider Chromosomenzahl reihen sie (vgl. Strasburger 1909a, S. 80) der Erscheinung der Apogamie ein. Dafür sprach folgender Umstand. Untersuchungen an Pteridophyten und Angiospermen, die einen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erfahren haben, ergaben, daß bei einer Anzahl solcher Fälle nicht nur die unbefruchtete Eizelle, sondern neben oder sogar an Stelle derselben auch andere Zellen der Geschlechtsgeneration eine Weiterentwicklung zu Embryonen erfahren können. Da nun alle Zellen dieser Gametophyten mit derselben diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet sind,

erscheint die Entwicklung ihrer diploiden Eizellen nach der Auffassung Strasburgers als ein Spezialfall der Weiterentwicklung einer Zelle dieser abnorm chromosomigen Generation überhaupt. So belegte er sie mit den Namen ovogene Apogamie oder Oo-Apogamie.

Außer Apogamie im Sinne Juels und Strasburgers ist mit dem Ausfall geschlechtlicher Fortpflanzung, besonders bei Pteridophyten, doch auch bei einigen Angiospermen, die Erscheinung der Aposporie verbunden. Sie bringt eine Bildung der Gametophyten-Generation aus Zellen des Sporophyten unter Umgehung der Sporenbildung mit sich. Da mit der Sporogenese auch die Reduktionsteilung ausfällt, weisen auch bei dieser Entwicklungsart beide Generationen die gleiche, diploide Chromosomenzahl auf.

Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnis sind sämtliche Fälle von Parthenogenesis und Apogamie bei Angiospermen nach der Bezeichnung Winklers somatischer, nach Hartmann diploider Natur oder Oo-Apogamie und gewöhnliche Apogamie nach Strasburger. Für die Pteridophyten sind die Verhältnisse der bedeutend größeren Chromosomenzahlen wegen nicht so leicht zu übersehen. Zurzeit liegen Angaben über zahlreiche Fälle sicher diploider Parthenogenesis und Apogamie bei Pteridophyten vor, für einige weitere Fälle ist generative (haploide) Apogamie angegeben worden, vielleicht aber (vgl. Kap. 7. C.) zweifelhaft.

Als Beispiele eigentlicher oder haploider (generativer) Parthenogenesis im Pflanzenreich werden in der neuesten Literatur zitiert: die bereits erwähnten Vorkommnisse spontaner Gametenentwicklung bei isogamen Algen, die Fälle induzierter Parthenogenesis bei *Spirogyra*, *Cutleria*, also in der Hauptsache Fortpflanzungsvorgänge, welche unter den erweiterten Begriff der fakultativen Parthenogenesis fallen. Von Formen mit typischer oogamer Fortpflanzung werden dieser Kategorie zugeschrieben einzelne oogame *Saprolegniaceae* und schließlich *Ch. crinita*. In neuester Zeit hat Kylin (1916a, S. 557) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß auch bei einzelnen Rotalgen, wie der von ihm untersuchten *Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) Ag.* Parthenogenesis, und zwar wie er annimmt, generative Parthenogenesis nach der Bezeichnung von Winkler, vorkomme.

Außer entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Feststellungen enthält die bisherige Literatur über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich auch mannigfaltige Angaben über die Verwandtschaftskreise, denen die einzelnen Fälle angehören, ihre biologischen Verhältnisse und im Anschluß daran Vermutungen und Hypothesen über Bedeutung und Ursachen dieser Erscheinungen. Auch über diese Punkte findet sich in den Strasburgerschen Arbeiten, besonders

aber in den Zusammenfassungen von Winkler das Wichtigste vereinigt vor. Unter Hinweis auf diese Literatur kann ich mich damit begnügen, im nachfolgenden die bisherigen Angaben und Diskussionen über die Ursachen der Parthenogenesis und Apogamie insoweit zu resümieren, als sich für die Ausführungen der folgenden Kapitel notwendig erweist.

## 2. Bisherige Befunde und Hypothesen über die Ursachen von Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich.

Für die Beantwortung der Frage nach den Ursachen der Parthenogenesis und Apogamie bieten ersichtlich die Fälle fakultativer Parthenogenesis bedeutend einfachere Verhältnisse dar als habituelle Parthenogenesis und Apogamie. Die ersteren allein haben sich bis jetzt der experimentellen Behandlung zugänglich erwiesen.

Bei den meisten der in der Literatur zitierten Fälle gelegentlicher Parthenogenese, bei *Protosiphon, Ulothrix, Draparnaldia,* bei *Chlamydomonadineen, Chroolepideen, Ectocarpus, Cutleria* usw. handelt es sich um isogame Formen relativ niederer Organisationsstufen, deren Fortpflanzungszellen offenbar je nach den Umständen bald kopulieren, sich als Gameten verhalten, bald sich isoliert entwickeln, also Sporencharakter haben. Hier kann wohl eher von einer erst schwach akzentuierten Sexualität und fakultativer Kopulation als von einer aus deutlich differenzierter Sexualität sekundär abgeleiteten Parthenogenesis gesprochen werden. Bei einigen wenigen dieser Formen allerdings (vgl. auch Bonnet, 1914, S. 10) sind Gametennatur und sekundärer Ausfall der Kopulation unverkennbar vorhanden.

Es ist das Verdienst von Klebs, zuerst an solchen einfachen Algen und ebenso an Pilzen die Bedingungen für das Eintreten der Gametenentwicklung ohne Befruchtung festgestellt zu haben.

Seine Untersuchungen an *Protosiphon botryoides* (1896, S. 207) ergaben, daß dessen Schwärmer unter bestimmten Außenbedingungen selbständig entwicklungsfähig sind, unter anderen als Gameten funktionieren. Wurden Zellen aus einer Lehmkultur bei Gegenwart von Licht in Wasser gesetzt, so fand eine äußerst lebhafte Kopulation der entstehenden Schwärmer statt. Wurde der Versuch dagegen bei 26—27° C im Dunkeln ausgeführt, unterblieb die Kopulation und die Schwärmer kamen einzeln zur Ruhe. Zu gleichem Resultat führte die Kultur von *Protosiphon* in Nährlösungen von 0,4—1% und nachfolgende Verdunkelung. Die entstehenden Schwärmer verhielten sich hierauf rein ungeschlechtlich und bildeten glatte

Parthenosporen, die ohne Ruheperiode keimfähig waren. Wurden dagegen die Schwärmer aus der Nährlösung in reines Wasser gebracht, verhielten sie sich als Gameten und erzeugten dickwandige und sternartig mit Auswüchsen versehene Zygoten, die erst nach Absolvierung einer Ruheperiode keimten.

Parthenosporenbildung hat Klebs auch an Fäden von *Spirogyra varians* auslösen können, die kurz vor der Kopulation in Zucker- oder

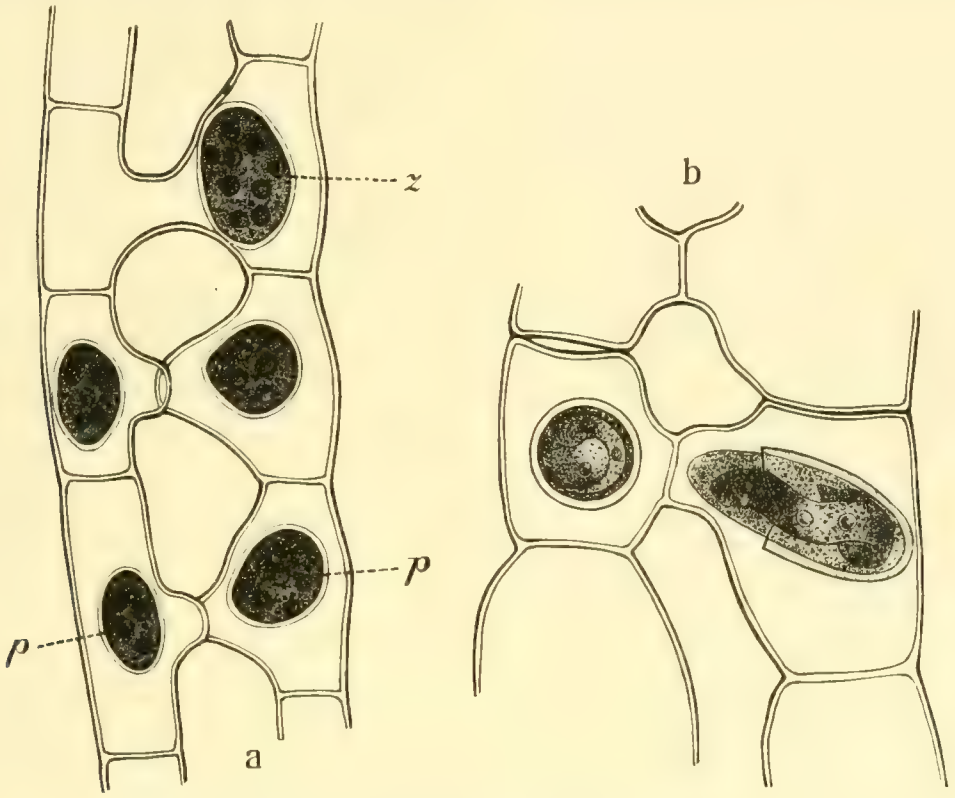



Fig. 3. Bildung und Keimung der Parthenosporen von *Spirogyra varians*. a) Fäden nach Beginn der Kopulation in Nährlösung von 1% gebracht, *z* Zygote, *p* Parthenosporen. b) Keimende Parthenospore noch in der Bildungszelle eingeschlossen.
Aus Klebs (1896, S. 249, Fig. 5 und 6).

Nährlösung gebracht wurden. Die Kopulation wurde durch die Erhöhung des osmotischen Druckes verhindert und beide Geschlechtszellen wandelten sich in „normal keimfähige Parthenosporen“ um (Fig. 3). Erfolgreich waren auch seine Experimente mit *Ulothrix* und *Draparnaldia*. Ebenso gelang es ihm, bei einem Pilz, *Sporodinia grandis* (1898), durch verschiedenartige Mittel, Änderungen im Feuchtigkeitsgehalte der Luft, Erhöhung der Temperatur, intensive Beleuchtung und niederen Luftdruck, den Befruchtungsprozeß zu verhindern und die sonst zur Vereinigung kommenden Geschlechtszellen in Parthenosporen umzuwandeln. In diesen Fällen künstlich induzierter Parthenogenesis löst also stets ein ganz bestimmter Außenreiz das Eintreten der parthenogenetischen Entwicklung aus. Das besagt, daß wohl auch im Freien die

Außenwelt mit ihren mannigfaltigen, die Entwicklung jederzeit beeinflussenden Faktoren, den Fortpflanzungszellen solcher isogamer Formen bald die Neigung zur Kopulation verleihen, bald nehmen wird. Ihre Wirkung kann dabei darin bestehen, daß sie entweder die Reaktionsweise der bereits freigewordenen Sexualzellen bestimmt, oder schon einen entscheidenden Einfluß während deren Entwicklung ausübt.

Nicht so einfach und klar liegen dagegen die Verhältnisse bei einigen anderen parthenogenetischen Prozessen, bei welchen es sich um selbständige Weiterentwicklung von Gameten verschiedener

Fig. 4. Kopulation der Gameten von *Ectocarpus siliculosus*. *a* zahlreiche männliche Gameten in lebhafter Bewegung um eine bereits zur Ruhe gekommene weibliche Gamete, *b—f* verschiedene Stadien aus dem Vereinigungsprozeß einer männlichen mit einer weiblichen Gamete. Aus Oltmanns (1904, I. S. 467, Fig. 284, 2, 3, 5—8).

Größe handelt, die normalerweise im geschlechtlichen Fortpflanzungsvorgang ein verschiedenes Verhalten zeigen. So sind nach Oltmanns (1904, I. S. 470) bei *Ectocarpus* (Fig. 4) sowohl die männlichen wie die weiblichen Gameten zur Parthenogenese befähigt. Bei ihrer Auslösung spielt wiederum die Außenwelt eine entscheidende Rolle, ohne daß bis jetzt eine Präzisierung der einzelnen Faktoren möglich gewesen wäre. Ähnliches gilt nach Oltmanns (1905, II. S. 256) auch für die Parthenogenesis von *Cutleria* und ihren Verwandten.

Die Eizellen von *Cutleria multifida* z. B. entwickeln sich unter den im Golfe von Neapel gebotenen Lebensbedingungen nur nach vorausgegangener Befruchtung, an der englischen Küste dagegen parthenogenetisch. Auch bei *Cutleria adspersa* keimen die Eizellen ohne Befruchtung und Sauvageau (1908b, S. 699—700 und 1908c, S. 166—167) konnte selbst bei Gegenwart männlicher Gameten eine Befruchtung dieser Eizellen nicht wahrnehmen.

In denjenigen Verwandtschaftskreisen der Algen, in welchen, wie bei den *Vaucheriaceae, Coleochaetaceae, Oedogoniaceae,* die Oogamie stark ausgeprägt ist, konnte natürliche Parthenogenese noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Ältere Angaben von Thuret über parthenogenetische Eientwicklung von *Fucus* sind später wieder in Zweifel gezogen worden. Daß dies vielleicht mit Unrecht geschehen ist, lehren die neueren Untersuchungen J. B. Overtons (1913) über künstliche Parthenogenese bei *Fucus.* Vorläufig steht aber das Beispiel von *Chara crinita* unter den oogamen Algen noch völlig isoliert da, wobei aber gewiß, wie auch Oltmanns meint (1905, II. S. 255), „nicht ausgeschlossen ist, daß in der Familie der Characeen wie in den oben genannten Familien weitere Fälle nachgewiesen werden, sobald man noch genauer untersucht".

Was Entstehung und Ursache der bei Archegoniaten und Samenpflanzen verbreiteten habituellen Parthenogenesis, respektive der als solche gedeuteten Fortpflanzungserscheinungen anbetrifft, so hat man sich vielfach vorgestellt, daß sie aus der fakultativen Parthenogenesis hervorgegangen seien. In diesem Sinne hat sich zum Beispiel A. de Candolle (1905, S. 269) geäußert. Er schied die damals bekannten Fälle natürlicher Parthenogenesis im Pflanzenreich in solche mit ausschließlicher oder obligater Parthenogenesis von Pflanzen, bei welchen die normale Befruchtung durch völliges Fehlen männlicher Gameten unmöglich geworden ist, und solche mit gelegentlicher oder fakultativer Parthenogenesis. Letztere vertritt die normale Amphimixis nur dann, wenn diese unter besonderen äußeren Umständen nicht möglich ist. Gelegentliche Parthenogenesis liegt nach de Candolles Auffassung bei den oben genannten Beispielen von Algen und Pilzen, daneben aber auch bei *Marsilia* und *Thalictrum purpurascens* vor und er schreibt: „La parthénogenèse occasionelle renferme tous les degrés, depuis les cas où elle ne se réalise que dans des conditions exceptionelles *(M. vestita)* jusqu'à ceux où elle est presque exclusive *(Ch. crinita, Saprolegnia Thuretii).* On peut supposer que les espèces à parthénogenèse exclusive le sont devenu graduellement, après avoir passé par tous les degrés de la parthénogenèse occasionelle." Die Ursache der exklusiven Parthenogenesis liegt seiner Ansicht nach nicht in inneren, sondern in äußeren Bedingungen und de Candolle regt an, durch Versuche in der Richtung derjenigen von Klebs und Nathansohn festzustellen, „si certains facteurs, tels que la température et le degré de l'humidité, ne favorisent pas le développement végétatif de la cellule-oeuf aux dépens de la sexualité".

Solche und ähnliche Überlegungen führten auch andere Forscher zur Annahme, daß die gleichen Faktoren, welche bei normalgeschlechtlichen Pflanzen fakultative Apomixis auszu-

lösen imstande sind, auch als Ursache der habituellen Parthenogenesis sowohl bei niederen wie bei höheren Pflanzen in Frage kommen könnten. Bei Algen und anderen im Wasser lebenden Gewächsen ist der Vorgang einer solchen Beeinflussung leicht denkbar. Auf die Verhältnisse bei den Angiospermen übertragen, führte diese Hypothese zur Annahme, daß speziell chemisch-physikalische Zustandsänderungen in der Umgebung der Eizelle als das veranlassende Moment für den Eintritt der apomiktischen Keimbildung anzusehen seien. So hat zum Beispiel J. B. Overton (1902, S. 372), anknüpfend an Loebs Versuche über künstliche Parthenogenesis und die darauf gegründete Theorie der Befruchtung, die Ansicht vertreten, daß die dichte Plasmahülle, welche bei *Thalictrum purpurascens* die Eizelle umgibt, für das Zustandekommen der parthenogenetischen Entwicklung ausschlaggebend sei. Er nimmt an, daß sie vor der Eiteilung physikalische Änderungen erfahre, durch welche auch der osmotische Druck innerhalb des Eies verändert werde und daß nun diese Druckänderung, ähnlich wie bei Loebs Versuchen, Entwicklung auslösend wirke. Overtons Vermutung ist von Coulter und Chamberlain (1903, S. 213) aufgenommen und durch die Annahme verallgemeinert worden, daß auch in anderen Fällen "an envelop of cytoplasm may result in the segmentation of the egg". Da bis jetzt Versuche, experimentell den Befruchtungsprozeß der Eizellen höherer Pflanzen zu beeinflussen oder durch andere Entwicklung auslösende Reize zu ersetzen, noch nicht zu allgemein anerkannten positiven Resultaten geführt haben, ist auch die Möglichkeit solcher von außen kommender Einflüsse als Ursache der Apomixis bei höheren Pflanzen noch völlig unerwiesen.

Zweifellos sind Parthenogenesis und Apogamie bei höheren Pflanzen von einer früher geschlechtlichen Fortpflanzung abzuleitende Vorgänge. Speziell für parthenogenetische Angiospermen und Pteridophyten ist festgestellt worden, daß sie die Möglichkeit zu normaler, geschlechtlicher Fortpflanzung ganz oder fast ganz verloren haben. Parthenogenesis und Apogamie sind bei ihnen konstant (erblich) und alleinige Fortpflanzungsart geworden.

In Anlehnung an die schon von de Bary (1878) geäußerte Vermutung, daß Pflanzen mit völligem Ersatz geschlechtlicher Fortpflanzung durch Apogamie eine morphologische Degradation erfahren und vielleicht „in ein letztes Stadium ihrer Existenz, in einen Beginn allmählichen Aussterbens getreten seien", hat man das Auftreten von diploider Parthenogenesis (Oo-Apogamie) bei höheren Pflanzen in Beziehung zu irgendwelchen Degenerationsvorgängen zu setzen gesucht. Dem widerspricht aber der Umstand, daß parthenogenetische (ooapogame) Fortpflanzungsvorgänge innerhalb der Reihen und Familien der Angiospermen ohne übersehbare Beziehungen zur

systematischen Stellung auftreten. Dies und im besonderen ihre weite Verbreitung in der verhältnismäßig jungen Familie der Kompositen scheint darauf hinzuweisen, daß kein Grund zur Annahme solcher Beziehungen zu irgendwelchen Degenerationsvorgängen vorhanden ist. Einer solchen Annahme würde auch die Tatsache widersprechen, daß in der Mehrzahl der Gattungen mit apomiktischen Arten auch normal sexuelle gefunden worden sind. Dies gilt sowohl für die Kompositen-Gattungen *Antennaria, Taraxacum* und *Hieracium* als auch für die Rosaceen *Alchemilla* und *Rosa,* ferner für *Thalictrum, Wikstroemia, Balanophora* und *Burmannia.* Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei Ausdehnung der Untersuchungen Ähnliches in allen anderen Verwandtschaftskreisen mit Apogamie nachgewiesen werden wird.

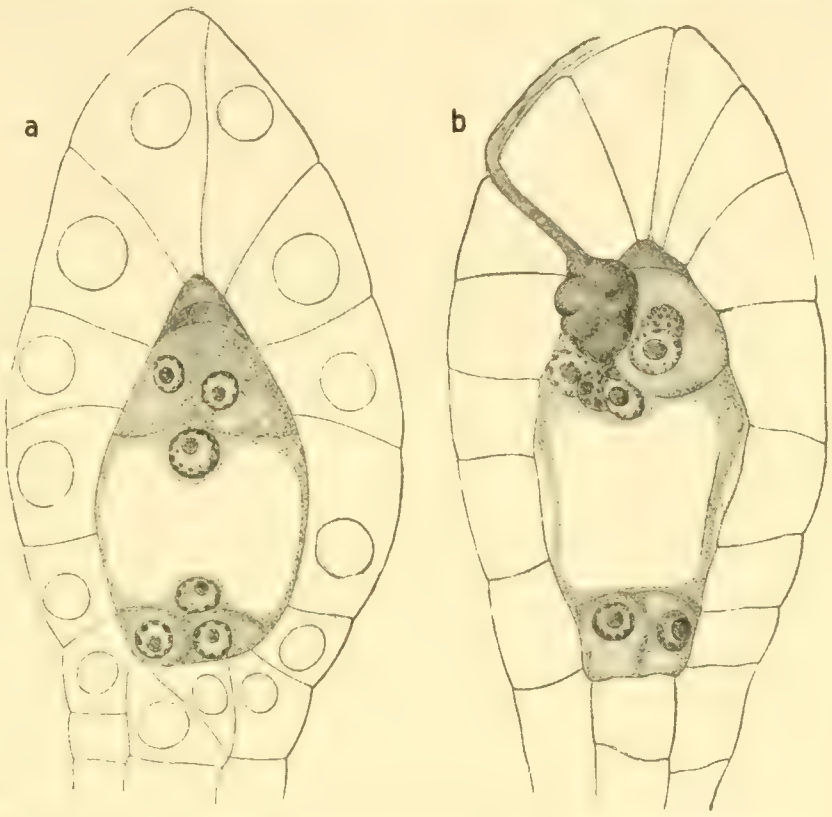



Fig. 5. Die Doppelbefruchtung im Embryosacke von *Rafflesia Patma. a* Embryosack mit Eiapparat, Antipoden, und Polkernen, über dem Scheitel des Embryosackes die Reste der zusammengedrückten Schwesterzellen. *b* Embryosack zur Zeit der Befruchtung, der Pollenschlauch hat die Kernwarze seitlich durchbrochen, aus der im Embryosacke gebildeten blasenartigen Endanschwellung sind die beiden Spermakerne schon ausgetreten; der eine derselben liegt dem Eikern, der andere den beiden Polkernen an.
Nach Ernst und Schmid (1913, Taf. 5, Fig. 7 und 11).

Auch die Häufigkeit von Parthenogenesis und Apogamie unter den heterotrophen Angiospermen, den chlorophyllarmen Saprophyten und Parasiten, bei denen allerlei Reduktionen in der generativen Sphäre neben den offenbar als Anpassung an besondere Ernährungsverhältnisse eingetretenen vegetativen Reduktionen einhergehen, beweist keineswegs eine direkte Beziehung zwischen dieser Art der Fortpflanzung und den Änderungen in der Lebensweise. Die Feststellung normaler Sexualität bei Vertretern der *Rafflesiaceae,* welche, wie *Rafflesia Patma* (vgl. Fig. 5) und andere Arten dieser Gattung, in vegetativer Hinsicht die stärkste Anpassung an die parasitäre Lebens-

weise erfahren haben, mahnt, bei anderen Saprophyten und Parasiten in der Annahme von Beziehungen zwischen Reduktionen in der vegetativen Sphäre und Anomalien in der Embryosackentwicklung, und hierzu gehört ja schließlich auch die Apogamie, vorsichtig zu sein. In der Gattung *Burmannia* liegt z. B. gerade der Fall vor (vgl. Ernst und Bernard 1912, S. 234), daß die grüne *Burmannia coelestis* (Fig. 6) apogam ist, während die beiden holosaprophytischen Arten, B. *candida* und *Championii*, völlig normal sexuell sind.

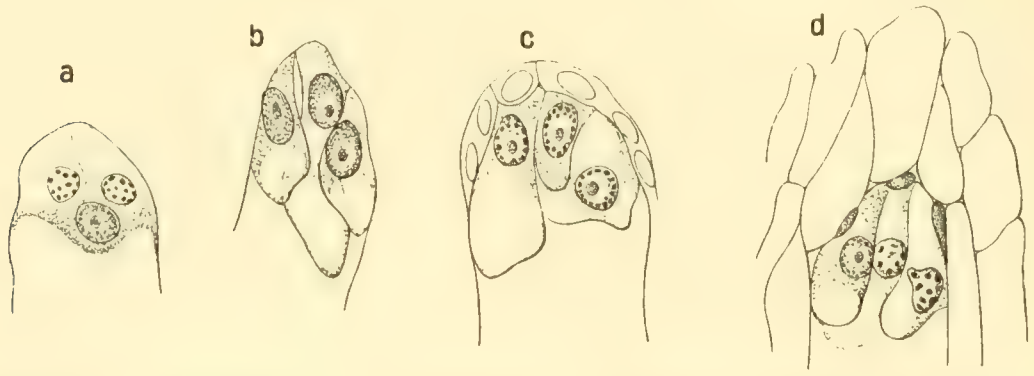



Fig. 6. Ausbildung des Eiapparates im Embryosacke der apogamen *Burmannia coelestis*. *a* junger Eiapparat mit noch wenig gestreckten Zellen, aber auffallendem Unterschied in der Struktur der beiden Synergidenkerne und des Eikerns. *b*—*d* Beispiele für die verschiedene Gestaltung der Zellen und Kerne im Eiapparate. In *b* und *d* haben alle drei Zellen Gestalt und Plasmaverteilung von Synergiden, in *c* ist die kleine plasmareiche Zelle wahrscheinlich die Eizelle. Die Struktur der Kerne in den Zellen von *b* und *c* deutet auf die Entwicklungsfähigkeit aller drei Zellen hin, während in *d* die Zelle links, nach der Struktur ihres nukleolushaltigen Kerns zu schließen, entwicklungsfähig war, die beiden anderen mit nukleoluslosen Kernen dagegen sich als nicht weiter entwicklungsfähige Zellen (Synergiden) verhalten haben würden. Nach Ernst (1912, Taf. 22, Fig. 8, 10—12. Vergr. 580/1.

Die cytologischen Untersuchungen an parthenogenetischen Blütenpflanzen haben Anlaß gegeben, zwischen Apomixis und der Chromosomenzahl der Kerne Beziehungen anzunehmen, die kausaler Natur sein könnten. Solche Beziehungen wären nach zwei Richtungen hin denkbar.

Alle bisher bekannt gewordenen Fälle von Parthenogenesis und Apogamie bei Pteridophyten und Angiospermen sind diploid (somatisch). Die Eizellen dieser Pflanzen unterscheiden sich, wie übrigens auch die anderen Zellen ihrer weiblichen Gametophyten, von denjenigen der nächst verwandten amphimiktischen Arten nicht nur durch ihre Entwicklungsfähigkeit, sondern auch durch den Besitz der diploiden Chromosomenzahl. Die Annahme ist daher naheliegend, daß eventuell diese doppelte, sonst erst durch die Befruchtung zustande kommende Chromosomenzahl die Ursache der parthenogenetischen

Entwicklung sein könnte. So vertrat z. B. Overton (1904, S. 281) die Annahme, daß der Besitz der somatischen Chromosomenzahl allein schon die Entwicklungsfähigkeit des Eies garantiere und erklärte die Befruchtung von *Thalictrum purpurascens* für „überflüssig", weil infolge der unterbliebenen Reduktion im Kern der Eizelle schon die somatische Chromosomenzahl vorhanden sei. Auch Kirchner (1904) und Strasburger (1907a, S. 139) haben einen ähnlichen Standpunkt eingenommen, letzterer z. B., indem er schreibt: „Da die halbe Chromosomenzahl, wie sie jede Geschlechtszelle führt, die Gesamtheit der Speziesmerkmale umfaßt, so handelt es sich in der auf die Doppelzahl eingerichteten Generation gleichsam nur um eine Verstärkung der Wirkung. Wäre diese nicht notwendig, so ließen sich kaum alle die apogamen Einrichtungen begreifen, die dahin gehen, der diploiden Generation der Pflanzen, bei Ausschaltung der Befruchtung die Doppelzahl der Chromosomen zu beschaffen." Winkler dagegen ist schon 1906 und wiederum in seinen Zusammenfassungen über Parthenogenesis dieser Ansicht durch den Hinweis entgegengetreten, daß zwischen dem Besitze der einfachen oder doppelten Chromosomenzahl einer Zelle und ihrer Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Entwicklung keinerlei direkte kausale Beziehungen bestehen oder zu bestehen brauchen. Es befähige weder der Besitz der somatischen Chromosomenzahl an sich zur Entwicklung, noch sei das Vorhandensein der reduzierten Zahl notwendig mit Unfähigkeit zur Entwicklung verknüpft.

Mehrfach ist darauf hingewiesen worden (vgl. z. B. Stomps 1910, S. 32), daß apomiktische Pflanzen sich durch relativ hohe Chromosomenzahlen auszeichnen, ihr Chromosomensatz doppelt oder mehrfach so viele Einzelchromosomen zähle als die amphimiktisch gebliebenen Arten derselben Gattung oder Familie. Auch Tischler gibt (1915, S. 207), allerdings in einem anderen Gedankengange, eine Liste nahe verwandter Pflanzen, von denen vielfach diejenigen mit den höheren Chromosomenzahlen parthenogenetisch oder apogam sind. Aus dieser erhöhten Chromosomenzahl, die übrigens, wie später noch auszuführen sein wird, keineswegs bei allen Apogamen vorhanden ist, lassen sich keine einwandfreien Schlüsse ziehen. Ähnliche Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl wie in den Verwandtschaftskreisen mit Apogamie sind auch schon in Gattungen und Familien mit ausschließlich normal geschlechtlichen Arten gefunden worden. Durch die Untersuchungen von Él. und Ém. Marchal (1909 und 1911), sowie durch die neueste Untersuchung von Winkler (1916) ist überdies gezeigt worden, daß experimentell erzeugte Rassen mit verdoppelter oder vervierfachter Chromosomenzahl keineswegs einen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung zu zeigen brauchen.

Neben physiologischen Erwägungen und cytologischen Befunden sind auch schon biologische Momente zur Erklärung von Parthenogenesis und Apogamie herangezogen worden.

Die Feststellung der mannigfachen und eigenartigen Verhältnisse bei der Pollen- und Embryosackentwicklung diploid parthenogenetischer und apogamer Angiospermen legte es nahe, einen Zusammenhang zwischen Entstehung der Apomixis und einer Schwächung oder dem gänzlichem Verlust der Sexualität anzunehmen. Diese Vermutung ist zuerst von Strasburger (1905, S. 158) geäußert worden. Er hat dabei die Ansicht vertreten, daß der Geschlechtsverlust dem Eintritt apogamer Fortpflanzung nach Art derjenigen von *Alchemilla, Taraxacum* und *Hieracium* nicht immer voraus gehe, sondern daß sich die apogame Fortpflanzung, wenn überhaupt, schon einstelle, wenn die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen sei, wohl aber bereits eine Schwächung erfahren habe. Hierfür schienen ihm die Ergebnisse seiner Untersuchung an den noch sexuell potenten aber sehr wenig fertilen subnivalen Alchemillen aus der Gruppe der *Alpinae* zu sprechen, welche nach seiner Annahme bereits latent die Anlage zur Apogamie führen.

Parthenogenesis und Apogamie in Verbindung mit dem Verluste geschlechtlicher Fortpflanzung finden sich innerhalb Verwandtschaftskreisen mit sehr verschiedener Verteilung der Geschlechtsorgane. Eine größere Anzahl parthenogenetischer Pflanzen ist monözisch; einzelne derselben, so z. B. *Chara crinita, Antennaria, Thalictrum, Balanophora* sind diözisch. Das Auftreten von Parthenogenesis und Apogamie bei diözischen Pflanzen, im besonderen bei *Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina*, gab Veranlassung zu Überlegungen, ob nicht die apomiktische Fortpflanzung auch von einer Trennung der Geschlechter ursächlich ausgehen könnte. So schreibt Overton (1904, S. 279): „die Diözie mag die Ausbildung von Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens* begünstigt haben, während sie freilich, wie entsprechende Versuche lehrten, bei *Thalictrum dioicum* diesen Erfolg nicht hatte“. Doch hält er es nicht für unmöglich, daß bei *Thalictrum purpurascens* das Ausbleiben der Bestäubung als Reiz wirkte und schließlich parthenogenetische Entwicklung auslöste. Nach der Annahme von Strasburger (1905, S. 158) hat die Trennung der Geschlechter bei den genannten beiden Pflanzen die Bestäubung erschwert und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in anderen Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt. Auch für die parthenogenetische Fortpflanzung von *Chara crinita* erscheint ihm Auslösung infolge Diözie möglich, wobei es sich, wie er hinzufügt, frage, „ob es in diesem Falle sich auch um oogame Apogamie

oder um echte Parthenogenesis, das heißt Keimentwicklung aus einem Ei mit reduzierter Chromosomenzahl, handelt".

Diözie und Geschlechtsverlust würden also nach Strasburger Apomixis infolge Erschwerung der Bestäubung und Ausfall der Befruchtung bewirken. Durch die erschwerte Bestäubung wird nach seiner Ansicht (1905, S. 152) das Fortbestehen der betreffenden Art gefährdet und „apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein, doch auch sie dürfte Rettung wohl nur für eine phylogenetisch begrenzte Zeitdauer bringen, da die apogame Art aller der Vorteile verlustig geht, welche die geschlechtliche Fortpflanzung mit sich bringt". Auch Kirchner, der sich fast gleichzeitig in ähnlichen Gedankengängen bewegt (1904, S.[95]), sieht in der Parthenogenesis „eine Einrichtung, welche in einer andersartigen Weise, als es die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, um die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicher zu stellen, wo aus irgend einem Grunde der Eintritt von Befruchtung ungewiß oder schwierig geworden ist". Demgegenüber weist Winkler (1906, S. 258) darauf hin, daß sonst im Pflanzenreich ganz allgemein als Ersatz für vorhandene oder eintretende Bestäubungsschwierigkeiten Autogamie oder Begünstigung der vegetativen Vermehrung eintrete. Da innerhalb der Gattungen *Alchemilla, Antennaria, Hieracium* und *Taraxacum* bei vielen Arten Selbstbestäubung vorkomme, sich die *Hieracium*- und *Alchemilla*-Arten überdies durch reichliche Ausläuferbildung, *Taraxacum* durch große vegetative Regenerationskraft auszeichne, so werde kaum behauptet werden können, daß in diesen Verwandtschaftskreisen der Bestand der Arten ohne die Einführung eines so ungewöhnlichen Erhaltungsmittels, wie es die Parthenogenesis ist, erheblich gefährdet gewesen wäre. Auch in seiner ersten Zusammenfassung (1908, S. 427) hebt Winkler wieder hervor, daß alle diejenigen Hypothesen, welche Bestäubungsschwierigkeiten und ausbleibende Befruchtung für die Entstehung von Parthenogenesis oder Apogamie verantwortlich machen wollen, auf der Annahme basieren, daß die Verbildung des Pollens als primärer Vorgang anzusehen sei. Diese Annahme ist außer von Strasburger (1905, S. 158) auch von Overton (1904, S. 279) und 1907 wieder von Tischler vertreten worden. Winkler macht gegen dieselbe geltend, daß dann die Frage offen bleibe, warum sich der Geschlechtsverlust nur auf die Mikrosporen beschränke, während bei Bastarden, bei welchen ja auch Geschlechtsverlust häufig eintrete, nicht nur die Mikrosporen-, sondern auch die Makrosporenentwicklung anormal verlaufe, ferner warum bei einigen parthenogenetischen Pflanzen wie *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium aurantiacum* der Pollen nicht völlig untauglich sei. Bei letzterer

Pflanze finde zudem reichlicher Insektenbesuch statt, durch welchen, wie durch spontane Selbstbestäubung Befruchtung ermöglicht werde, so daß also nicht etwa fehlende Befruchtungsmöglichkeit als Ursache für die Entstehung der Parthenogenesis geltend gemacht werden könne. Seine Überlegungen führen ihn zum Schlusse (1908, S. 429), „daß für die Annahme, eine durch irgendwelche unbekannte Faktoren veranlaßte Sterilität der männlichen Keimzellen sei dasjenige Moment, das im Verlaufe der Phylogenese zur Einführung von Apogamie oder Parthenogenesis geführt habe, bisher keinerlei positive Anhaltspunkte vorliegen". Auch Rosenberg (1907) und Ostenfeld (1910) haben sich seither, unter Hinweis auf die Ausbildung guten Pollens bei einzelnen *Hieracien* gegen die Annahme geäußert, daß Apogamie als Reaktion auf Pollensterilität ausgelöst werde.

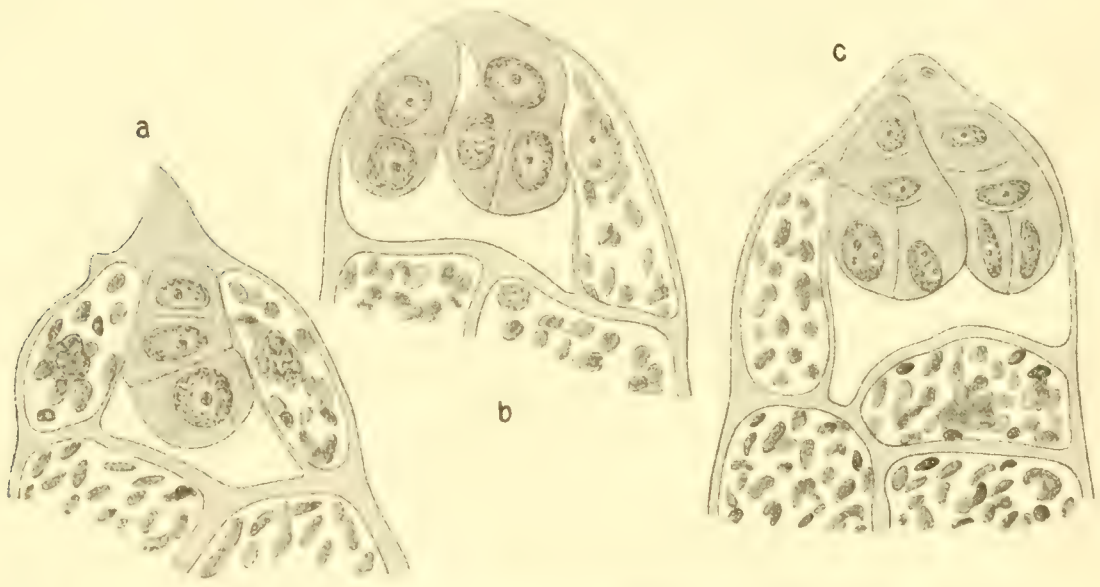



Fig. 7. Apogame Embryobildung bei *Burmannia coelestis Don.* *a* Scheitel des dickwandigen Endospermzellkörpers einer älteren Samenanlage mit dreizelligem, dünnwandigem Embryo in einem kleinen Hohlraum zwischen den obersten Endospermzellen. *b* u. *c* Embryosäcke mit zwei ungefähr gleich großen und (wenigstens in *c*) auch in Zellgröße und Zellanordnung übereinstimmenden Embryonen. Nach Ernst (1912, Taf. 22, Fig. 3, 7 und 8. Vergr. 580:1).

Zu Erklärungsversuchen der Apomixis ist schließlich noch der Umstand herangezogen worden, daß sich eine ganze Anzahl von Fällen apomiktischer Fortpflanzung in polymorphen Verwandtschaftskreisen vorfinden. Sieht man zunächst ab von den apogamen Vertretern der tropischen Parasiten und Saprophyten aus den Gattungen *Thismia, Burmannia* (Fig. 7), *Sciaphila, Cotylanthera, Balanophora, Helosis* usw., die in floristisch-systematischer Hinsicht noch lange nicht so gründlich bekannt sind, wie unsere europäischen Florenelemente, ebenso von der japanischen Saururacee *Houttuynia cordata,* deren Formenbildung ebenfalls noch nicht erforscht ist, so

finden sich alle übrigen Beispiele, zum mindesten unter den Dikotyledonen, wie Ostenfeld (1910, S. 270) schreibt, in solchen Genera, in welchen „at the present time an intense evolution of species is supposed to be taking place." Die Gattungen *Alchemilla, Rosa, Taraxacum* und *Hieracium* sind bekanntlich besonders formenreich. *Antennaria* zeigt Polymorphismus zum mindesten in seinen amerikanischen Arten, *Thalictrum* sowohl in seinen europäischen wie in den amerikanischen Vertretern. Auch *Elatostema* wird zu den „kritischen Genera" gerechnet und ebenso ist die von Winkler und Strasburger untersuchte *Wikströmia indica* eine polymorphe Art.

Als erste haben Murbeck und Raunkiaer bei Besprechung ihrer Untersuchungen an *Alchemilla* und *Taraxacum* auf die Möglichkeit von Beziehungen zwischen Formenkonstanz infolge Apogamie und Polymorphismus hingewiesen. Murbeck hat in einem besonderen Abschnitt seiner Untersuchungen über *Alchemilla* die Bedeutung des Nachweises apogamer Fortpflanzung für das Verständnis der Formenkonstanz innerhalb der Gattung *Alchemilla* besprochen. Er verweist darauf, daß durch die eingehenden Untersuchungen von R. Buser in Genf über die Systematik der *Alchemillen* (Lit. vgl. bei Murbeck 1901, S. 36) gezeigt worden ist, daß die von altersher unterschiedenen wenig zahlreichen Arten der Sektion *Eualchemilla* in hohem Grade kollektiv sind, und einzelne derselben, im besonderen *A. alpina* und vor allem *A. vulgaris,* aus einem ganzen Schwarm Typen niedrigeren Ranges bestehen. Diese „petites espèces" oder Unterarten unterscheiden sich durch zahlreiche, auf den ersten Blick ziemlich minutiöse, bei näherer Untersuchung aber erstaunlich konstante Charaktere. Im Gegensatz zu den häufig stark variabeln und durch zahlreiche Übergänge verbundenen Typen anderer polymorpher Gattungen sind die Arten der Eualchemillen durch ihre außerordentliche Formbeständigkeit ausgezeichnet. Die Erklärung dafür liegt nun in dem von Murbeck geleisteten Nachweis, daß die Embryobildung bei ihnen ein rein vegetativer Vorgang ist. Der Same mit der daraus aufwachsenden Pflanze ist, wie die Brutknospe oder der Steckling, ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichneten.

Über die Ursachen der Parthenogenesis von *Alchemilla* äußerte sich Murbeck nicht, doch ist aus verschiedenen Stellen seiner Arbeit zu ersehen, daß er sich eine allmähliche Entstehung der Parthenogenesis vorstellte und den verschiedenen Grad der Pollensterilität, ebenso andere Merkmale, z. B. der Integumentgewebe der einzelnen Arten, gewissermaßen als Maßstab des

früheren oder späteren Überganges zur Parthenogenesis betrachtete. Auch in eingehende Erörterungen über die Entstehung des jetzt in der Gattung *Alchemilla* herrschenden Polymorphismus ist Murbeck 1901 nicht eingetreten, in der Überzeugung, daß dieselbe mit größerer Aussicht auf Erfolg erst nach Feststellung der geographischen Verbreitung der verschiedenen Formen behandelt werden könne. Raunkiaer vertritt (1903, S. 136) auf Grund der Tatsache, daß die von ihm untersuchten *Taraxacum*-Arten trotz ihrer Apogamie weit auseinanderreichende geographische Verbreitungsgebiete haben, die Ansicht, daß die Fähigkeit zur Samenbildung ohne Befruchtung in der Gattung *Taraxacum* vor der Bildung der zahlreichen jetzigen Arten vorhanden gewesen sei und diese aus schon apogamen Stammformen, also ohne Befruchtung und Kreuzung, ihren Ursprung genommen hätten. Auch er ist der Ansicht, daß künftige Untersuchungen dieser Spezies und ihrer geographischen Verbreitung wichtige Aufschlüsse über das Problem der Entstehung der Arten geben würden.

Während die beiden nordischen Botaniker sich mehr mit den Beziehungen zwischen Entstehung der Arten und Apogamie beschäftigten, hat sich im besonderen Strasburger zu verschiedenen Malen mit den kausalen Beziehungen zwischen Geschlechtsverlust mit apogamer Fortpflanzung und Polymorphismus und ebenso mit dem damit in Verbindung stehenden Problem vom Ursprung der Apogamie beschäftigt. So nimmt er (1905, S. 144) an, daß z. B. der hochgradige Polymorphismus der Eualchemillen als der Ausdruck einer starken Mutation gelten könne, die sich bei dieser Untergattung vollzogen habe. Er glaubt mit der Annahme nicht fehl zu gehen, daß der Verlust des Geschlechts die Folge dieser übermäßigen Mutation sei. „Bastardierung zieht", so argumentiert er dabei, „leicht eine Schwächung der geschlechtlichen Funktionen nach sich, und jede durch Mutation entstandene Veränderung muß notwendigerweise, wie de Vries hervorgehoben hat (Mutationstheorie II. S. 504), zu Kreuzungen führen. Denn ein Mutant wird höchst wahrscheinlich mit einem anderen Vertreter derselben Art, welcher überhaupt nicht oder nicht in gleicher Richtung mutierte, geschlechtliche Verbindungen eingehen. Die Fruchtbarkeit der Nachkommen braucht bei nächster Verwandtschaft solcher Verbindungen zunächst nicht zu leiden, möglicherweise geschieht dies aber doch mit der Zeit, wenn beim Auftreten immer neuer Mutanten die Wirkungen anhaltender Kreuzungen sich häufen." So kommt er zur Ansicht, daß übermäßige Mutation die Schwächung der geschlechtlichen Potenz der Eualchemillen, also Verbildung des Pollens und Störungen in Bau und Funktion der weiblichen Apparate veranlaßte und durch den Ausfall der Be-

fruchtung mittelbar die Anregung zur apogamen Fortpflanzung gab.

Bei der Beantwortung der Frage, inwieweit einem solchen Einfluß von Mutation und Polymorphismus allgemeinere Bedeutung zukomme, weist Strasburger (1905, S. 145) darauf hin, daß *Rubus* und *Rosa* bis jetzt trotz starkem Polymorphismus normal sexuell geblieben seien. Die Qualität ihres Pollens sei nur zum Teil beeinflußt worden und eine Verbildung der Samenanlagen nicht eingetreten. Er nimmt an, daß ihre Embryosackmutterzellen die Bildung der Makrosporen durch Reduktionsteilung einleiten, und die Eizellen ihrer Embryosäcke generativ seien. Daraus schließt er, daß von einer Verallgemeinerung der Vorstellung, daß starke Mutation Geschlechtsverlust bedinge, beziehungsweise apogame Fortpflanzung veranlassen könne, abzusehen sei. Nachdem aber später in weiteren polymorphen Verwandtschaftskreisen Beispiele von Apogamie bekannt geworden waren, kommt er von neuem (1907a, S. 171) auf die Möglichkeit zurück, daß Polymorphismus Geschlechtsschwächung verursachen und der Apogamie den Weg bahnen könne. Außer den Eualchemillen kann er jetzt für diese Ansicht die Befunde in den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*, sowie in der von ihm selbst untersuchten Gattung *Marsilia* anführen, innerhalb welcher die apogame *M. Drummondii* in ihrem Polymorphismus alle anderen *Marsilia*-gruppen bedeutend übertrifft. Er erwähnt ferner (1907a, S. 172), daß auch bei *Nephrodium pseudo-mas Rich.*, einem der interessantesten der damals bekannten Untersuchungsobjekte für Apogamie und Aposporie, ähnliche Beziehungen zwischen Apogamie und Polymorphismus vorliegen könnten und zitiert die Bemerkung von L. Digby: „But it is of interest to note that within the limits of a (probably) single, but highly variable species, almost all grades of apospory and apogamy, with the exception of true parthenogenesis have been encountred".

Bis 1910 hatte sich das Verzeichnis der vielgestaltigen ooapogamen Angiospermen um *Wikströmia indica* und *Elatostema sessile* erweitert. Auch für eine Anzahl Rosen war nun ebenfalls Ovoapogamie wahrscheinlich gemacht worden. Bei der Beurteilung dieser neuen Funde findet Strasburger die Tatsache, daß andere Rosen trotz Vielgestaltigkeit ihre normale geschlechtliche Fortpflanzung beibehielten, in ihrer Bedeutung noch gesteigert und er variiert (1910 b, S. 430) seine Auffassung der Beziehungen zwischen Mutation, Polymorphismus und Apogamie dahin, „daß starke Mutation, nur wenn sie mit Chromosomenvermehrung zusammengeht, Ooapogamie fördert". Zur Einschränkung verweist er aber wieder auf die schon früher geäußerte Ansicht, daß eine über Diploidie hinausgehende Vermehrung der Chromosomensätze keineswegs als einzige Ursache anzu-

sehen sei, die zu Ooapogamie führen könne. „Ooapogamie stellte sich (1910 b, S. 427) vielmehr, allem Anschein nach, unter bestimmten Bedingungen auch infolge von Diözie ein, wenn diese die regelrechte Fortpflanzung erschwert hatte.“ So hat also Strasburger auch in der letzten Arbeit, in welcher er diese Probleme besprochen hat, durchaus an der Möglichkeit verschiedenen Ursprungs der bis damals bekannten Fälle habitueller Parthenogenesis und Apogamie festgehalten.

Eine eingehende Besprechung und Kritik der hier nur kurz angeführten bisherigen Ansichten über die Ursachen von Parthenogenesis und Apogamie ist im achten Kapitel der Winklerschen Monographie von 1908 enthalten. Prinzipiell neue Hypothesen sind seither meines Wissens über Ursache und Auslösung habitueller Parthenogenesis nicht aufgestellt worden und noch heute gelten die Worte, mit denen Winkler (1908, S. 430) seine Betrachtungen über die Ursachen der Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich geschlossen hat: „Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse können wir also über die Faktoren, die phylogenetisch die Einführung der habituellen Parthenogenesis oder Apogamie bewirkt haben, ebensowenig etwas Sicheres aussagen als über die Natur der Reizvorgänge, die jeweils im Verlauf der Ontogenese sie auslösen.“

### 3. Die Methoden der experimentellen Parthenogenesis und ihre Bedeutung für die Erforschung der Ursache konstanter Parthenogenesis und Apogamie.

Wie aus der vorstehenden Übersicht hervorgeht, sind wir bis jetzt von einer einwandfreien Erklärung der Erscheinungen der konstanten (habituellen) Parthenogenesis noch weit entfernt. Unter den besprochenen Hypothesen liegen auch kaum eine oder zwei vor, welche als Arbeitshypothesen einen Weg zur experimentellen Erzeugung habitueller Apomixis weisen könnten.

Als unerläßliche Bedingung für die Feststellung der Ursachen der natürlichen, habituellen Parthenogenesis erschien mir seit Jahren die Ausdehnung der Untersuchungen über künstliche Parthenogenesis bei Pflanzen.

In der Zoologie hat seit 1900 das Forschungsgebiet der künstlichen Parthenogenesis seit den bahnbrechenden Entdeckungen J. Loebs (vgl. 1906 und 1909) einen gewaltigen Aufschwung genommen. Die Methodik dieses Forschungsgebietes besteht in der Hauptsache darin, unbefruchtete aber reife Eier der verschiedensten Tiere (Echinodermen, Würmer, Arthropoden und Wirbeltiere), die sich normalerweise nur durch befruchtete Eier fortpflanzen, durch geeignete Einwirkung mechanischer Natur (durch Schütteln, Stoßen, Verletzen, Anstechen), chemischer Natur (hyper- und hypotonische Salzlösungen, Kohlen-

säure, organische Säuren, Gifte usw.) oder thermischer Natur zur Entwicklung zu bringen. In den meisten der bis jetzt untersuchten Fälle blieb allerdings die Entwicklung auf früheren oder späteren Entwicklungsstadien stehen. Doch ist es Delage schon 1908 gelungen, durch künstliche Entwicklungserregung erhaltene Seeigel-Larven bis zum jungen Seeigel heranzuziehen und neuerdings sind mit der Anstechmethode Bataillons (1910) zur Entwicklung angeregte Froscheier nicht nur zu Larven, sondern in einem Falle sogar zum jungen Frosch herangezogen worden.

Entsprechende Untersuchungen auf botanischem Gebiete, speziell an typisch oogamen Pflanzen, sind, nach den wenigen publizierten Ergebnissen zu urteilen, selten geblieben. Daß aber mit den in der zoologischen Parthenogenesisforschung gegebenen Methoden auch bei oogamen Pflanzen Erfolge zu erzielen sind, geht aus der Arbeit von Winkler (1901) über Merogonie bei *Cystosira*, sowie aus einer kurzen neueren Notiz Overtons (1913) über künstliche Parthenogenesis bei *Fucus* hervor. Aus beiden Untersuchungen ist zu ersehen, daß ähnlich wie bei zahlreichen Tieren auch bei oogamen Pflanzen Parthenogenese künstlich durch Änderung der einwirkenden Faktoren, vor allem durch Temperaturänderungen, durch Änderung der chemisch-physikalischen Konstitution der Umgebung, eventuell auch durch Wundreize, hervorgerufen werden kann. Ausdehnung dieser Versuche und vor allem Anwendung der Methoden der künstlichen Parthenogenesis speziell auf Vertreter solcher Verwandtschaftskreise, welche Beispiele natürlicher Parthenogenesis aufweisen, schien mir erstes Erfordernis zur Lösung der Frage nach den Ursachen der so häufigen Apomixis im Pflanzenreich. Angesichts der wenigen Resultate, welche Versuchen über künstliche Parthenogenesis im Pflanzenreich bis jetzt beschieden gewesen sind, erscheint allerdings dieser Weg zunächst recht dornenvoll und fast aussichtslos. Es stehen solchen Versuchen zwei Gruppen von schwer zu bewältigenden Hindernissen entgegen.

Die einen bestehen darin, daß die morphologischen Verhältnisse bei den meisten Pflanzen, vor allem bei denjenigen mit ausgeprägtem Generationswechsel, eine direkte Beeinflussung ihrer Sexualzellenbildung, der funktionsfähigen Sexualzellen, ihres Vereinigungsprozesses und der Entwicklung des Vereinigungsproduktes durch chemische oder physikalische Reize sehr schwierig gestalten. Das gilt vor allem für diejenigen Pflanzenstämme, welche die meisten Beispiele von natürlicher Parthenogenesis und Apogamie aufweisen, die Angiospermen und die Pteridophyten.

Bei den Angiospermen spielen sich die Fortpflanzungsprozesse völlig im Innern geschlossener Gewebe und Organe ab. Die Kom-

plexe sporogener Zellen sind zur Zeit ihrer wichtigsten Teilungen noch mikroskopisch klein. Ihre Freilegung oder Isolierung ist ohne Schädigung der Weiterentwicklung nicht wohl möglich und in den intakten Organen sind die sporogenen Zellen der Pollensäcke und der Samenanlagen, ebenso später die Eizellen und die Zygoten, der experimentellen Beeinflussung fast unzugänglich. Eine Beeinflussung ihrer Entwicklung durch Injektion ist denkbar und hat in den Mac Dougalschen Versuchen (vgl. Rümker und Tschermak 1910, S. 29 und Mac Dougal (1911) zur Entstehung stark veränderter Pflanzen geführt. In technischer Hinsicht handelt es sich bei diesen Versuchen um die Injektion von Zuckerlösungen, verschiedener Salzlösungen (Ca-Nitrat 1 : 1000, Zinksulfat 1 : 10000, Jodkalium 1 : 50000 usw.) in die Ovarien der Versuchspflanzen einige Stunden vor deren Bestäubung. Die Versuche wurden mit *Oenothera biennis* und *Raimannia odorata* begonnen und später auch auf zahlreiche weitere Pflanzen ausgedehnt. Die injizierten Ovarien lieferten einen gewissen Prozentsatz (z. B. 30%) abgeänderte Individuen. Die meisten Abänderungen waren monströser Art und charakterisierten die in die normale Entwicklung eingreifenden Vorgänge gewissermaßen als fötale Intoxikationen[1]). Von besonderer Wichtigkeit aber ist die Angabe Mac Dougals, durch diese Versuche dauernde Abänderungen einzelner Pflanzen erreicht zu haben. Diese sollen teils in dem Auftreten neuer, den Eltern fehlenden Eigenschaften, teils im Verschwinden einzelner Merkmale derselben bestehen. Ein sicheres Urteil über diese Angaben ist, bis weitere Mitteilungen über die Reinheit der von ihm verwendeten Versuchspflanzen, und über die erbliche Konstanz der erzeugten Abweichungen während einigen aufeinanderfolgenden Generationen vorliegen, noch nicht möglich.

Die Schwierigkeit, durch Injektionen die generativen Entwicklungsvorgänge bei Angiospermen, speziell die wichtigsten Stadien der Tetraden- und Reduktionsteilungen, aber auch diejenigen der Befruchtung zu beeinflussen, besteht darin, im einzelnen Falle das genaue Entwicklungsstadium der zu beeinflussenden Zellen festzustellen und im Experiment den Einfluß der zur Verwendung kommenden Reizmittel qualitativ und quantitativ zu regulieren. So scheint auch bei den Dougalschen

[1]) Starke Abänderungen im gesamten Habitus von Pflanzen sind auch bei Einwirkung von Chemikalien auf quellende Samen zu erreichen. So hat Dewitz (1913) Samen von Gurken in 0,5% Borsäure angequollen und aus den zur Keimung kommenden Samen stark modifizierte Pflanzen erhalten. Vor Pflanzen aus unbehandelten Samen zeichneten sie sich durch niedrigen Wuchs und das Fehlen der Neigung zum Kriechen aus. Sie bildeten gewissermaßen Zwergpflanzen mit sehr großen und asymmetrischen Blättern. Ob diese Abänderungen auch auf die Nachkommen übertragen werden, wurde leider nicht untersucht, ist aber wohl wenig wahrscheinlich.

Versuchen die Injektionsflüssigkeit nicht in den Embryosack eingedrungen zu sein, sondern nur die um die Mikropyle der Samenanlagen gelegenen Zellen imprägniert zu haben. Eine direkte Beeinflussung der Elemente des weiblichen Gametophyten und insbesondere der Eizelle würde also nicht stattgefunden haben. Dagegen könnten die Pollenschläuche bei ihrem Wachstum in die Mikropyle mit den injizierten Elementen in Berührung gekommen sein und es wird sich, ein positives Ergebnis der Versuche als richtig angenommen, wahrscheinlich um eine Beeinflussung der Spermakerne durch die injizierte Lösung handeln. Immerhin ist ein weiterer Ausbau dieser Methode[1]) und speziell auch eine Auswahl der Untersuchungsobjekte denkbar, welche eine direkte Beeinflussung der generativen Zellen in der Samenanlage während der verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung möglich machen würde.

Auch bei den Moosen und vielen Pteridophyten sind die Größen- und Stellungsverhältnisse der Geschlechtsorgane einer direkten Beeinflussung nicht günstig. Die mit der Sporenbildung verknüpfte Reduktionsteilung findet, wie bei den Angiospermen, im Inneren geschlossener Organe statt, deren Entwicklungsstadium ohne Störung der weiteren Entwicklung wiederum nur annähernd bestimmt werden kann.

Bei den meisten Thallophyten dagegen, bei welchen die Beeinflussung der Fortpflanzungsvorgänge leichter sein dürfte, stehen der Ausführung ausgedehnter experimenteller Untersuchungen noch Schwierigkeiten der Kultur entgegen. Das gilt im besonderen für die marinen Braun- und Rotalgen, von welchen nur an marinen Stationen, und auch dort nur nach Überwindung zahlreicher Schwierigkeiten, eine normale Entwicklung aus befruchteten und beeinflußten Eiern (vgl. Kap. 7, A.) zu neuen, ausgewachsenen und geschlechtsreifen Individuen erreicht werden dürfte. Auch der Verwendung einiger in morphologischer Hinsicht günstiger oogamer Süßwasseralgen hätten vorerst vielleicht nicht weniger mühsame Kulturversuche vorauszugehen.

Eine Gruppe von Pflanzen nun, bei welchen beiderlei Schwierigkeiten überwunden werden können, sind die *Characeen*. Ihre Vorzüge gegenüber anderen Pflanzen waren zum Teil vorauszusehen. Andere haben sich im Verlaufe meiner seit Jahren im Gange befindlichen Untersuchungen gezeigt:

1. Zahlreiche Vertreter der Familie lassen sich verhältnismäßig leicht kultivieren und zur normalen Fruktifikation bringen. Da die

[1]) Neben der Injektionsmethode hat Mac Dougal (1911, S. 249) auch Beeinflussung ganzer Infloreszenzen, also mit Blüten und Samenanlagen verschiedener Entwicklungsstadien, durch Gase und Dämpfe, u. a. mit Brom, zum Teil ebenfalls mit positiven Erfolgen, versucht.

Characeen submerse Wasserpflanzen sind, ist die Anwendung verschiedener in der Entwicklungsmechanik der Zoologen üblichen Methoden bei Versuchen zur experimentellen Beeinflussung der Entwicklung ihrer Sexualzellen, der Befruchtungsvorgänge und auch der Keimung der Sporen ohne weiteres möglich.

2. In morphologischer Hinsicht sind die *Characeen* zu solchen Versuchen durch Anordnung, Bau und Größe der Sexualorgane (Fig. 8) vortrefflich geeignet. Die Eizelle der Characeen gehört zu den größten Eizellen des Pflanzenreichs. Sie ist vom Außenmedium nur durch eine Hülle spiralig gewundener Hüllschläuche (zur Zeit der Befruchtung nicht einmal vollständig) getrennt, also verhältnismäßig leicht beeinflußbar. Gegenüber anderen wasserbewohnenden Algen (im besonderen den für künstliche Parthenogenese sonst offenbar günstigen *Fucaceen)* liegen die Vorzüge der *Characeen* in der besonderen Größe der Eizelle und in der leichten Übersicht über das Verhältnis und das Vorkommen der beiderlei Sexualorgane.

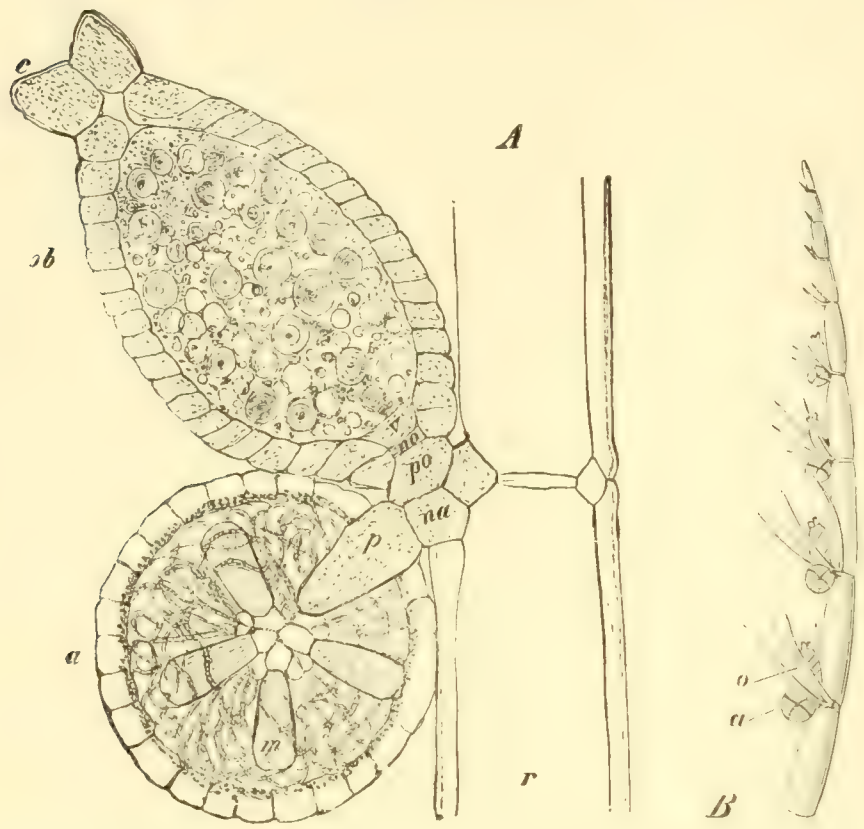



Fig. 8. Fertiles Blatt und medianer Längsschnitt durch einen fertilen Blattknoten von *Chara fragilis*. *A* *ob* Oogonium (Eiknospe) mit *c* Krönchen, *c* Wendezelle, *no* Knotenzelle, *po* Stielzelle; *a* Antheridium mit *na* Basilarknotenzelle, *p* Stielzelle, *m* Griffzellen, an deren zentral aufsitzenden Köpfchenzellen die spermatogenen Fäden entspringen. Vergr. 60/1. *B* Fertiles Blättchen mit 4 fertilen Knoten, die je ein Antheridium und ein Oogonium, umgeben von einigen Blättchen, tragen. Vergr. 6/1. Nach Strasburger (1913, S. 315. Fig. 305, *A* u. *B*).

3. Die Befruchtung hat die Umwandlung der dünnwandigen Eizelle in eine Dauerzelle mit dicker und dunkel gefärbter Membran zur Folge. Eintritt und Ausbleiben der Befruchtung, ebenso die Wirkung eines dieselbe ersetzenden Reizes wird durch das Eintreten oder Ausbleiben der Membranbildung an der Eizelle schon von bloßem Auge deutlich sichtbar, ohne daß eine mikro-

skopische Untersuchung und damit ein störender Eingriff in die Kultur notwendig ist.

4. Die Diözie einzelner Arten und die leichte Unterscheidbarkeit der männlichen und weiblichen Pflanzen im fertilen Zustande geben die Möglichkeit, durch Individualkulturen in einfachster Weise jede ungewollte Befruchtung oder Kreuzung auszuschließen. Es bieten daher die diözischen Arten sowohl für Versuche über künstliche Parthenogenese als für künstliche Bastardierung besonders günstiges Material. Die europäische Characeenflora weist zudem nicht weniger als elf diözische Arten auf, von denen namentlich die acht diözischen *Chara*-Arten ziemlich weit verbreitet und verhältnismäßig leicht zu beschaffen sind.

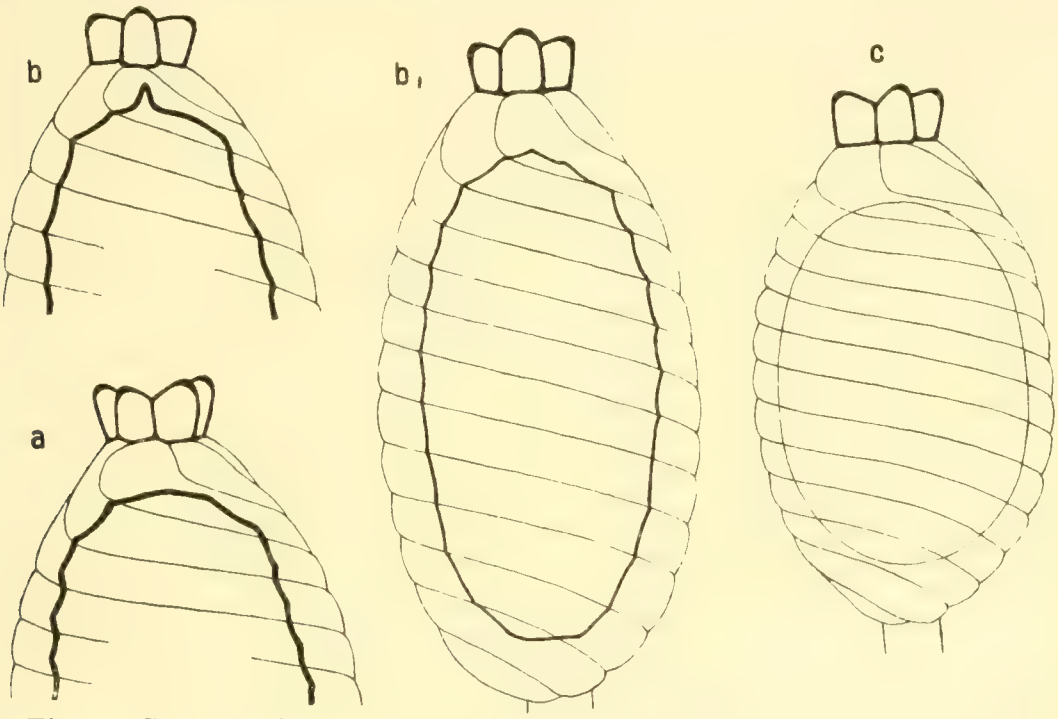



Fig. 9. Sporenbildung an parthenogenetischen Pflanzen von *Ch. crinita* aus Praestö. *a* Scheitel eines Oogoniums mit Oospore aus dem zweituntersten fertilen Quirl des in Fig. 18a dargestellten Sprosses. *b* dickwandige Spore und $b_1$ in Bildung begriffene Spore aus dem zum Teil dunkle Sporen und noch helle Oogonien führenden Blattquirl desselben Sprosses, *c* junges Oogonium mit noch dünnwandiger Eizelle aus dem nächstfolgenden Quirl. Ein deutlicher Halsteil kommt während der ganzen Entwicklung von Oogonium und Parthenospore nicht zur Ausbildung. Vergr. 87/1.

Abgesehen von den bereits aufgezählten Vorteilen erfüllt die genannte Pflanzengruppe auch deswegen alle Anforderungen, welche an ein Untersuchungsobjekt für aussichtsreiche Versuche zur Feststellung der Bedingungen für das Eintreten künstlicher und habituell natürlicher Parthenogenese zu stellen sind, weil sie in *Chara crinita* einen altberühmten, ja eigentlich den ersten sicheren Fall von Parthenogenesis im ganzen Pflanzenreich aufweist (vgl. Fig. 9).

So liefert diese Pflanzengruppe wirklich ein ausgezeichnetes Untersuchungsmaterial für experimentelle Studien über Variabilität und Vererbung, sowie zu Untersuchungen über experimentelle Parthenogenesis. Eine der im Gange befindlichen Untersuchungen hat, wie schon einleitend erwähnt wurde, zu einem unerwarteten Aufschluß über das Wesen der Parthenogenesis von *Chara crinita* geführt und ist zum Ausgangspunkt dieser Studie über die Ursache der habituellen Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich geworden.

## 4. Zusammenfassung.

1. Isogame und eine kleinere Anzahl heterogamer Thallophyten zeigen unter bestimmten Kombinationen der Außenbedingungen gelegentliche (fakultative) Parthenogenesis. In denselben und anderen Verwandtschaftskreisen von Thallophyten verhältnismäßig niederer Organisation ist für einzelne Formen auch habituelle (konstante) Parthenogenesis, als einzige Art der Fortpflanzung, festgestellt worden.

Eine vielfach als Parthenogenesis bezeichnete Art der Fortpflanzung, Entwicklung von diploidkernigen Eizellen ohne Befruchtung, ist bei Angiospermen stark verbreitet und auch bei Pteridophyten ist die geschlechtliche Fortpflanzung vielfach durch denselben oder andere im Effekt ähnliche apomiktische Fortpflanzungsvorgänge ersetzt. Sämtliche Fälle spontaner Eientwicklung bei Angiospermen und Pteridophyten sind charakterisiert durch den Ausfall der Chromosomenreduktion bei der Teilung der Kerne in den Sporenmutterzellen und damit des bei den normalgeschlechtlichen Arten mit dem Generationswechsel verbundenen Wechsels in der Chromosomenzahl. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation der parthenogenetischen Angiospermen weisen dieselbe unreduzierte Chromosomenzahl auf.

Obligate Keimbildung aus vegetativen Zellen des Gametophyten (Apogamie), sowie die Erscheinungen der Aposporie (Bildung eines in der Regel apogamen Gametophyten aus Zellen des Sporophyten) sind ebenfalls mit dem Ausfall der Reduktionsteilung verknüpft.

Sämtliche Arten mit habitueller Parthenogenesis und Apogamie bei Angiospermen und wahrscheinlich auch bei Pteridophyten weisen mindestens die Chromosomenzahl des Sporophyten nächstverwandter geschlechtlicher Arten auf. Parthenogenesis und Apogamie sind somatisch (nach Winkler) oder diploid (nach Hartmann).

Als Vorgänge generativer Parthenogenesis, spontaner Entwicklung haploider Gameten oder Eizellen, gelten vor allem die Sporenbildung aus nicht kopulierenden Isogameten, die Fälle induzierter Parthenogenesis bei wenig ausgeprägter Heterogamie, bei Formen mit typischer Oogamie die Sporenbildung einzelner *Saprolegniaceae* und vor allem von *Chara crinita*.

2. Bei Pflanzen mit schwach akzentuierter Sexualität und fakultativer Kopulation wird der Eintritt parthenogenetischer Entwicklung durch bestimmte Kombinationen der Außenfaktoren veranlaßt.

Habituelle Parthenogenesis und Apogamie bei Archegoniaten und Samenpflanzen sind vielfach als Weiterentwicklung der fakultativen Parthenogenesis aufgefaßt und es ist als Ursache ihrer Auslösung das Eintreten chemisch-physikalischer Zustandsänderungen in der Umgebung der Eizelle angenommen worden.

Als Ursache ihres Auftretens sind ferner vermutet worden:

a) Degenerationsvorgänge und Reduktionen infolge besonderer Ernährungsbedingungen (Parasitismus und Saprophytismus),

b) kausale Beziehungen zwischen Eintreten der Apomixis und der Chromosomenzahl der Kerne,

   $\alpha$) Ausbleiben der Chromosomenreduktion und Diploidie der Gametophyten und der Eikerne,

   $\beta$) eine im Verhältnis zu geschlechtlich gebliebenen Verwandten erhöhte Chromosomenzahl,

c) Schwächung oder gänzlicher Verlust der Sexualität, Erschwerung der Befruchtung infolge Diözie,

d) kausale und genetische Beziehungen zwischen Polymorphismus und Apomixis sowie Entstehung beider infolge Mutation.

Die Einigung auf eine Hauptursache ist bisher noch nicht erfolgt und verschiedene Forscher, u. a. auch Strasburger, haben durchaus an der Möglichkeit verschiedenen Ursprunges der Apogamie festgehalten.

3. Versuche zur experimentellen Erzeugung habitueller (erblicher) Parthenogenesis und verwandter Erscheinungen sind noch nicht ausgeführt. Eine aussichtsreiche Arbeitshypothese ist unter den bisher geäußerten Vermutungen und Hypothesen über die Ursache der Parthenogenesis und Apogamie nicht vorhanden.

Als ein gangbarer Weg zur Erreichung dieses Zieles erschien die Ausdehnung der bisherigen Untersuchungen über künstliche Parthenogenesis im Pflanzenreich, speziell in solchen Verwandtschaftskreisen, welche Beispiele natürlicher Parthenogenesis aufweisen.

Wie in der zoologischen Technik werden auch bei der künstlichen Entwicklungserregung pflanzlicher Eizellen vor allem Temperaturänderungen, mechanische, chemisch-physikalische Reize auslösend wirken.

Bei Samenpflanzen, Pteridophyten und Moosen stehen der direkten Beeinflussung der Sexualzellenbildung, der funktionsfähigen Sexualzellen, ihres Vereinigungsprozesses und der Entwicklung des Vereinigungsproduktes schwer zu bewältigende Hindernisse morphologischer Natur entgegen.

Anwendung und Erfolg der Mac Dougal'schen Injektionsmethode bei Samenpflanzen sind unsicher, vor allem wegen der Schwierigkeit, das genaue Entwicklungsstadium der zu beeinflussenden Zellen festzustellen und im Experiment den Einfluß der zur Verwendung kommenden Reizmittel qualitativ und quantitativ zu regulieren.

Bei zahlreichen Thallophyten ist die Beeinflussung der Fortpflanzungsvorgänge verhältnismäßig leicht, doch stehen der Ausführung ausgedehnter experimenteller Untersuchungen Schwierigkeiten der Kultur entgegen. Günstige Untersuchungsobjekte für Versuche über künstliche Parthenogenesis, für die Erforschung der Ursache der habituellen Parthenogenesis und für Versuche über künstliche Bastardierung sind die Characeen. Ihre Vorteile sind:

a) Leichte Kultivierbarkeit und Möglichkeit vegetativer Vermehrung,
b) Übersichtlichkeit in Anordnung und Bau der Sexualorgane, ungewöhnliche Größe der Eizellen,
c) Leichte Erkennbarkeit der männlichen und weiblichen Pflanzen diözischer Arten im fertilen Zustande und Möglichkeit, durch Individualkulturen ungewollte Befruchtung und Kreuzung auszuschließen,
d) Eignung zur experimentellen Beeinflussung der Sexualorgane, der Sexualzellen und ihrer Vereinigung, sowie der Sporenbildung und Sporenkeimung unter Anwendung und Variation der Methoden künstlicher Entwicklungserregung und heterogener Befruchtung.

Zweites Kapitel.

# Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von Chara crinita.

Den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchungen schicke ich eine kurze Darlegung des Vorkommens von *Chara crinita*, der Entdeckung ihrer Parthenogenesis und der bisherigen Ansichten über deren Entstehung und Wesen voraus.

## 1. Geschlechtsverhältnisse von Chara crinita und Entdeckung ihrer Parthenogenesis.

Das Verbreitungsgebiet von *Chara crinita Wallr.* ist weniger ausgedehnt als dasjenige vieler anderer Characeen. Es beschränkt sich auf Europa, Teile von Mittel- und Ostasien (Braun 1867, S. 902), Nordafrika und Nordamerika (Braun und Nordstedt 1882, S. 138). Sie liebt schwach salziges Wasser und findet sich daher vorzugsweise in salzärmeren Meeren, in Sümpfen und Teichen in Meeresnähe und in den stehenden Gewässern von Gegenden mit Salzboden oder Salzquellen.

*Ch. crinita* ist diözisch, einjährig und im Gegensatz zu vielen anderen Charen nicht imstande, sich durch Bulbillen oder überwinternde Stengelknoten zu erhalten und vegetativ zu vermehren. Sie ist in dieser Hinsicht völlig auf ihre Oosporen angewiesen. Während nun bei anderen diözischen Charen ein geselliges Nebeneinandervorkommen der beiden Geschlechter, bald mit leichtem Vorwiegen der weiblichen Pflanzen (z. B. bei *Nitella syncarpa, opaca, capitata)*, bald der männlichen Pflanzen (z. B. *Ch. aspera, ceratophylla)* beobachtet wird, macht *Ch. crinita* von diesem Gleichgewicht in der Hervorbringung der beiden Geschlechter eine auffallende Ausnahme.

A. Braun hat schon 1856 in seiner Untersuchung „Über Parthenogenesis bei Pflanzen“ und 1867 (S. 903) die Belege dafür gegeben, daß an zahlreichen Standorten verschiedener Länder (Italien, Korsika, französische Mittelmeerküste, Meerbusen von Suez, Arabien, Algier, England, Irland, Holland, Deutschland, Ungarn, Dänemark, in den südlichen Provinzen von Schweden, Finnland usw.)

nur weibliche Pflanzen gefunden worden sind. Er führt an, daß keiner der zahlreichen Autoren, welche diese Art behandelten, männliche Pflanzen beschrieben hat, obschon sich mehrere derselben speziell, aber immer ohne Erfolg, um die Auffindung von männlichen Pflanzen bemüht haben.

Braun selbst gelangte bei der Durchmusterung seiner eigenen umfangreichen Sammlungen, zahlreicher fremder Herbarien, sowie bei der Untersuchung lebenden Materials, das er selbst an verschiedenen Standorten, im August 1853 z. B. in den neben dem Mansfelder Salzsee gelegenen Salzsümpfen bei Wansleben gesammelt hatte, oder das ihm zugeschickt worden war, ebenfalls zu einem negativen Resultat. So berichtet er u. a. über die Untersuchung eines reichen Materials von *Ch. crinita*, das ihm seine Söhne aus dem Wamper Wiek bei Stralsund frisch nach Hause gebracht hatten, (l. c. S. 348): „*Ch. crinita* wächst dort in unsäglicher Menge, gemischt mit *Chara aspera* und spärlicher *Tolypella nidifica*, und zwar in allen Abstufungen von den kleinsten ½—1½″ hohen Formen am Ufer bis zu den fußlangen in größerer Tiefe. Auch hier waren, besonders an den kleinen Formen, die unreifen Sporangien schön rot und die Pflanzen, ob sie gleich zum Teil auch schon schwarze Sporangien hatten, waren nicht so weit vorgerückt, daß man hätte annehmen können, die männlichen seien schon abgefallen oder die männlichen Pflanzen schon abgestorben. Unter der großen Masse dieser Exemplare war auch nicht ein einziges männliches zu finden, während die gesellig damit vorkommende *Ch. aspera* männliche und weibliche Exemplare zeigte, von denen die ersteren etwas häufiger zu sein schienen, als die letzteren.“

Trotzdem ist Braun der Nachweis gelungen, daß diese lokal eingeschlechtlich auftretenden Pflanzen einer diözischen Art angehören. Auf Grund spärlicher, einander teilweise widersprechender Literaturangaben und eigener Untersuchung kritischer Exemplare fremder Sammlungen, konnte er zeigen, das *Ch. crinita* in Wirklichkeit doch beide Geschlechter besitzt. Er fand männliche Pflanzen, die mit der weiblichen *Ch. crinita* im morphologischen Aufbau sicher zusammengehörten, entweder allein oder zusammen mit weiblichen Pflanzen in Proben getrockneter Charen von vier, allerdings weit auseinander liegenden Standorten, nämlich von Gurjew am kaspischen Meere, von Hermannstadt in Siebenbürgen, Piräus bei Athen und Courteison bei Orange in Südfrankreich. Nach diesen Befunden schien es ihm gewiß, daß es einzelne Lokalitäten gebe, an welchen *Ch. crinita* beide Geschlechter hervorbringe, während sie offenbar gerade in denjenigen Gegenden, wo sie am reichlichsten wachse, nur eingeschlechtlich und zwar weiblich erscheine. Da nun trotz des Fehlens männlicher Pflanzen an

allen übrigen Standorten, im besonderen an den zahlreichen Standorten des nördlichen Europa, die weiblichen Exemplare von *Ch. crinita* ebenso reichlich Oogonien und in diesen reife Sporen bilden wie andere Characeen, diese Sporen keimen und wiederum weibliche Pflanzen erzeugen, schloß Braun weiter, daß sich diese Charaart an den meisten Standorten parthenogenetisch fortpflanzen müsse.

## 2. Ergebnisse von Kulturversuchen mit Chara crinita.

Gegen die Richtigkeit der indirekten Beweisführung A. Brauns für das Vorkommen von Parthenogenesis bei *Ch. crinita* ist meines Wissens in der Literatur nur einmal, von Clavaud (1878), Opposition gemacht worden. Seine Studie „Sur la prétendue parthénogenèse du *Chara crinita*" ist nicht leicht zugänglich. Sie blieb den meisten Charologen offenbar unbekannt und findet sich auch in den späteren Diskussionen über die Parthenogenesis von *Chara crinita* niemals zitiert. Da sie immerhin eine ganze Anzahl beachtenswerter Beobachtungen und Angaben enthält, die bei der weiteren experimentellen Forschung berücksichtigt werden müssen, sei hiermit etwas eingehender auf dieselbe verwiesen.

Clavaud, der sich auch in späteren Mitteilungen als sorgfältiger Beobachter und gründlicher Kenner der Characeen ausgewiesen hat, geht in dieser Studie davon aus, daß die Geschlechterverteilung bei den Characeen im Gegensatz zu älteren Angaben in der Literatur[1]) keine absolut invariable sei. Dafür sprechen ihm eigene Funde von Individuen monözischer Arten, die eine deutliche Tendenz zur Diözie aufwiesen und anderseits mehrerer diözischer Charen und Nitellen, bei denen bisweilen beide Geschlechter in unregelmäßiger Verteilung auf demselben Stocke gefunden wurden. Es liegen also nach seinen Feststellungen bei verschiedenen Characeen ähnliche Verhältnisse vor, wie sie längst für diözische höhere Pflanzen, wie *Mercurialis, Bryonia, Cannabis* usw. bekannt waren. Er schließt daraus, daß das völlige Fehlen männlicher Stöcke keineswegs die Annahme parthenogenetischer Entwicklung der Sporen von *Ch. crinita* notwendig mache, sondern wahrscheinlich auch bei dieser Art an weiblichen Stöcken neben Oogonien vereinzelte Antheridien vorkommen möchten. Bei der großen Spermatozoidenzahl, welche von einem einzigen Antheridium gebildet werde, sei damit die Möglichkeit zur Befruchtung einer größeren Oogonienzahl

[1]) A. Braun schrieb noch 1867 (S. 793): „Meine bisherigen Erfahrungen haben mir bei keiner einzigen Art dieser Familie ein Schwanken in der Verteilung der Geschlechter (Monözie oder Diözie) gezeigt, ich habe daher monözische und diözische Formen ihrer Beständigkeit wegen niemals derselben Hauptart zugeteilt, wiewohl dadurch zuweilen im Übrigen äußerst ähnliche Arten (wie z. B. die monözische *Nitella flexilis* und die diözische *N. opaca*) getrennt werden."

geliefert. Diese vereinzelt auftretenden Antheridien sind nach seiner Ansicht Braun entgangen. In dieser Annahme glaubt er sich darauf stützen zu können, daß auch die Fortpflanzungserscheinungen der von Braun für parthenogenetisch gehaltenen Caelebogyne seither ebenfalls eine andere Erklärung gefunden hätten. Weiter führt Clavaud aus, daß auch den einjährigen Characeen außer der sexuellen Reproduktion und der nur bei einigen Arten vorhandenen stärkereichen Bulbillen eine reichliche Vermehrung durch erhalten bleibende basale Stengelknoten und Vegetationsspitzen möglich sei. So kommt er zum Schlusse, daß Ch. crinita aller Wahrscheinlichkeit nach sich nicht nur durch das Mittel der Sporen vermehren könne und daß überdies bei der Bildung der Sporen Befruchtung der Eizellen wohl durch Spermatozoiden überzähliger Antheridien ermöglicht sei, welche ausnahmsweise auf weiblichen Pflanzen zur Ausbildung kämen.

Clavaud gibt selbst an, *Ch. crinita* niemals lebend gesehen zu haben. Seine Opposition gegen die Braunschen Angaben gründet sich ausschließlich auf Beobachtungen an anderen Characeen. Diese stimmen fast in allen Punkten mit Wahrnehmungen überein, die ich ohne Kenntnis der Clavaudschen Arbeit völlig unabhängig im Verlaufe von 15 Jahren ebenfalls an mehreren Characeen gemacht habe und auf welche in anderem Zusammenhange wohl noch zurückzukommen ist. Diese Wahrnehmungen waren geeignet, Zweifel an der Parthenogenesis von *Ch. crinita* aufkommen zu lassen. Dennoch haben sich die Schlußfolgerungen Clavauds und seine energische Ablehnung der Beweisführung Brauns als unrichtig erwiesen und gezeigt, welch mißliche Sache im allgemeinen Analogieschlüsse auf dem Gebiete der Biologie sind.

Übrigens hat Clavaud auch übersehen, daß wenige Jahre vor seiner eigenen Publikation bereits Mitteilungen de Barys erschienen waren, die eine wesentliche Ergänzung der Braunschen Angaben enthielten und weitere Zweifel an deren Richtigkeit fast völlig ausschlossen.

Schon 1872 hatte de Bary in der Sitzung der botanischen Sektion der 45. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Leipzig (vgl. 1872, S. 737) aus Sporen erzogene Exemplare von *Ch. crinita* vorgezeigt und über deren Ursprung die nachfolgenden Angaben gemacht: „Im salzigen See (bei Halle) gesammelte Individuen waren sämtlich weiblich. Eins wurde isoliert in einem Glase gehalten, und fruktifizierte reichlich, ohne Spuren von Antheridien zu zeigen. Aus den Sporen erwuchsen Pflanzen, die jetzt in Vegetation vorgezeigt wurden. Die Keimung erfolgte unter normalen Erscheinungen. Einzelne begannen am dritten oder vierten Wirtel

bereits zu fruktifizieren; die Sporen nahmen wieder die normalen Eigentümlichkeiten an.“ Daß bei diesem Kulturversuch de Barys besonderes Gewicht auf die Feststellung eventuell vorhandener männlicher Pflanzen oder einzelner Antheridien gelegt worden ist, geht aus den Schlußsätzen des kurzen Referates hervor: „Man könnte vermuten, daß die männlichen Pflanzen sehr unscheinbar sind; allein auch darauf gerichtete Untersuchungen durch Kultur ergaben ein negatives Resultat. Auch ein Verdacht hybrider Befruchtung durch andere Arten war hier ausgeschlossen, und es blieb somit nur die Annahme einer parthenogenetischen Zeugung übrig.“

In seiner Untersuchung „Zur Keimungsgeschichte der Charen“, kommt de Bary (1875, S. 379) nochmals eingehend auf die parthenogenetische Entwicklung von *Ch. crinita* zurück. Er stellt fest, daß die Oogonien dieser Art an denselben Orten entstehen und ihre Entwicklung genau die gleiche ist wie bei den anderen monözischen und diözischen Arten der Gattung. Wie die Oogonien anderer Arten vor der Befruchtung bilden diejenigen der *Ch. crinita* vor der Reifung der Sporen 5 Halsspalten, welche zwar klein blieben, aber nicht kleiner seien als z. B. diejenigen von *Ch. scoparia*. Ferner betont er, „daß die Reifung der Oosporen an isoliert kultivierten weiblichen Pflanzen, welche bei genauer, andauernder Kontrolle weder eine Spur von Antheridien zeigen, noch irgendwelche antheridientragende Pflanzen zu Nachbarn haben, in der ausgiebigsten Weise stattfindet. Man kann ohne Übertreibung behaupten, daß, auch in guter Kultur, so gut wie keine Oospore fehlschlägt. Die im Freien wachsende weibliche Pflanze ist fruchtbarer als irgendeine ihrer Gattungsgenossen“. Ausschlaggebend aber sind für seine Stellungsnahme im besonderen die Ergebnisse seiner Keimversuche. „Die an den isoliert und unter strenger Kontrolle kultivierten weiblichen Pflanzen gereiften Oosporen erwiesen sich als keimfähig. Von den am 9. Juli 1871 isolierten Pflanzen wurden am 10. November reife Oosporen abgenommen. Anfangs April keimten sie, und erzeugten normale Stöcke, deren erster Stengel oft schon auf seinem ersten Wirtel Oosporen trägt. Die Keimungserscheinungen sind an diesen ohne Befruchtung erzeugten Oosporen genau die gleichen wie an geschlechtlich erzeugten anderer Spezies.“ So kam auch de Bary zum Schluß: „An dem wirklichen Stattfinden einer Parthenogenesis, d. h. der Entwicklung einer unbefruchteten weiblichen Sexualzelle zum normalen, einem sexuell erzeugten gleichen Keime kann hier nicht der leiseste Zweifel bestehen“.

Die beiden Mitteilungen de Barys von 1872 und 1875 sind jedenfalls Clavaud 1878 noch nicht bekannt gewesen und nur unter der Annahme, daß sie ihm auch später nicht bekannt geworden

sind, ist es zu verstehen, daß er 1884 nochmals energisch gegen die Annahme einer parthenogenetischen Entwicklung von *Ch. crinita* Stellung genommen hat. Er geht wieder von der Tatsache aus, daß zahlreiche andere diözische Pflanzen als Parthenogenesis verdächtig gegolten hätten, wenn bei völliger Abwesenheit männlicher Stöcke an weiblichen Pflanzen vollkommene und normale Fruchtbildung festgestellt worden sei. In einem nach dem anderen dieser Fälle sei schließlich erkannt worden, daß die Befruchtung durch vorher unbemerkt gebliebene männliche Blüten ermöglicht werde, die auf den weiblichen Stöcken selbst entstehen. In bezug auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Characeen erinnert er wieder daran, daß er mit Gewißheit bei verschiedenen *Chara*- und *Nitella*-Arten völlig normale Antheridien in kleinerer Anzahl auf weiblichen Stöcken festgestellt habe und er schließt, „Si nos Characées indigènes dioïques présentent parfois des anthéridies bien constituées sur les individus femelles, il n'y a pas de raison pour qu'il n'en soit pas de même du *Ch. crinita,* dont la prétendue parthénogenèse s'explique dès lors de la même façon que celle de la Courge, du Chanvre, de la Mercuriale et, en un mot, des diverses plantes dioïques qui ont été soupçonnées de parthénogenèse."

Ich wäre in dieser geschichtlichen Darlegung der bisherigen Forschungen an *Ch. crinita* nicht so eingehend auf die Anschauungen von Clavaud eingetreten, wenn sich nicht im Verlaufe meiner Untersuchungen ergeben hätte, daß die von ihm mitgeteilten Tatsachen für das weitere Studium der Parthenogenesis bei Characeen von gewisser Wichtigkeit sind. Ferner hat sich gezeigt, daß der erste Teil seines letzten Analogieschlusses, die Annahme eines ausnahmsweisen Vorkommens von Antheridien an weiblichen Pflanzen auch für *Chara crinita* nicht absolut unzutreffend ist, dagegen für die Beurteilung der natürlichen Parthenogenesis dieser Art nicht in Betracht kommt und auch in keiner Weise der Richtigkeit der von Braun und de Bary gemachten Beobachtungen und Angaben Abbruch tut. Diese sind übrigens noch zu wiederholten Malen für Pflanzen von Standorten in Nordeuropa bestätigt worden.

Ergebnisse weiterer sorgfältiger Kulturversuche teilt Migula (1897, S. 357) mit. Er hat die parthenogenetische Sporenentwicklung über zwei Generationen hinaus verfolgt. „Die im November 1888 ausgesäten Kerne waren nach viermonatlicher Ruhe gekeimt, im Mai zeigten sich schon an den jungen Pflänzchen Sporenknöspchen von anfangs gelbroter, später leuchtend roter Farbe. Die elf in einem größeren Gefäß befindlichen Pflanzen waren sämtlich weiblich und da ihre Entwicklung von der Keimung bis zur Sporenreife verfolgt wurde, war auch jede Möglichkeit ausgeschlossen, daß irgendwo

männliche Pflanzen oder männliche Organe auftraten. Nichtsdestoweniger bildeten die Sporenknöspchen eine Hartschale aus, begannen sich schwärzlich zu färben und fielen nach und nach von Mitte August an ab. Mitte Oktober, also zeitiger als an ihren natürlichen Standorten, waren die Pflanzen vollständig zerfallen und keine Spur von Wurzelknöllchen oder lebensfähigen Stengelknoten war übriggeblieben. Die abgefallenen Sporenknöspchen zeigten vollständig ausgebildete Kerne mit schwarzer Hartschale; sie wurden sorgfältig herausgenommen und in ein zweites Gefäß mit gleicher Salzlösung gebracht. Die Kerne, die sich also hier tatsächlich ohne jede Befruchtung ausgebildet haben mußten, keimten nichtsdestoweniger zum weitaus größten Teil aus und entwickelten wiederum nur weibliche Pflanzen, welche im Herbst 1890 wieder entwicklungsfähige Kerne brachten."

Durch diese Versuche, zu denen er zwei verschiedene Formen von *Ch. crinita,* von der Insel Usedom und von dem „Loch an der Westerplatte" benutzte, dürfte, schließt Migula, „die parthenogenetische Entwicklung der *Ch. crinita* wohl außer Frage stehen und auch überall für diejenigen Orte ihres Vorkommens anzunehmen sein, wo männliche Pflanzen bisher nicht aufgefunden wurden, also für ganz Deutschland, Skandinavien, Italien, den größten Teil Frankreichs und Österreich-Ungarns."

Ob weitere Beispiele habitueller oder gelegentlicher Parthenogenesis unter den übrigen diözischen Characeen vorkommen, ist noch nicht bekannt. Daß habituelle Parthenogenesis bei einzelnen diözischen Arten nicht vorkommt, ist dagegen durch die von Migula (1897, S. 50) mit *Nitella capitata* angestellten Versuche festgestellt.

## 3. Bisherige Untersuchungen und Hypothesen zur Kenntnis von Wesen und Ursache der Parthenogenesis von Chara crinita.

Die Vorstellungen, die man sich bis jetzt auf Grund des Vorkommens, der Standortsverhältnisse und der Kulturversuche über das Wesen und die Ursache der Parthenogenesis von *Ch. crinita* gemacht hat, gehen ganz allgemein dahin, für Ch. crinita ähnliche Beziehungen zwischen Parthenogenesis und ökologischen Bedingungen anzunehmen, wie sie für eine Anzahl fakultativ parthenogenetischer Algen nachgewiesen worden sind. Es ist daher verständlich, daß auch Oltmanns im allgemeinen Teil seines vortrefflichen Algenbuches (II. 1905, S. 257) die Parthenogenesis von *Chara crinita* mit derjenigen der anderen Algen im Abschnitt „Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Außenwelt" bespricht und dabei besonders eingehend die Analogie in

den Fortpflanzungsverhältnissen von *Ch. crinita* und der *Cutlerien* hervorhebt. Es sei gestattet an dieser Stelle, statt auf die Originalliteratur selbst einzutreten, diesen Vergleich nach der Oltmannschen Zusammenfassung durchzuführen.

*Cutleria* zeigt an südlichen Standorten, wie z. B. in Neapel, nach den Untersuchungen von Reinke (1878) und Falkenberg (1879) normale Befruchtung.

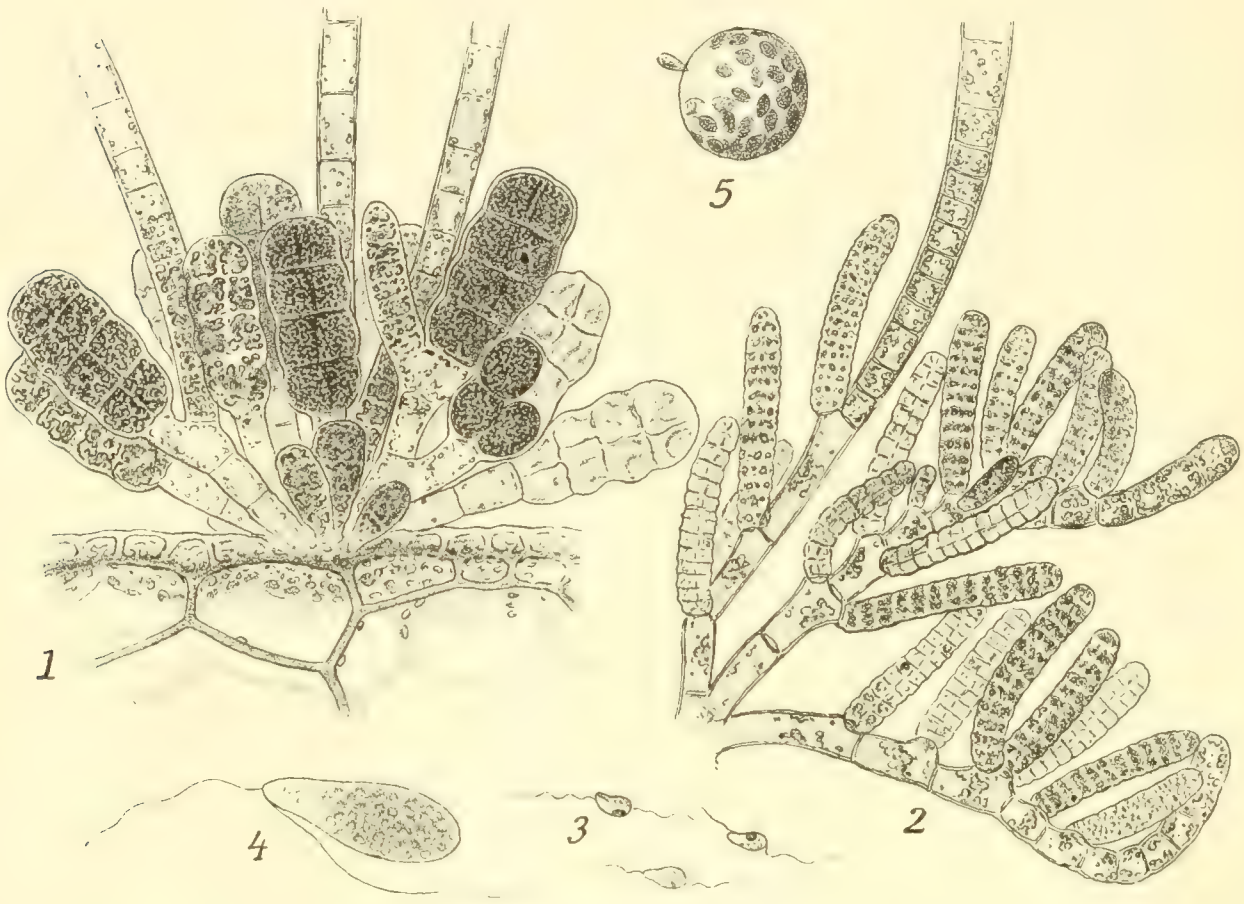



Fig. 10. Gametenbildung und Befruchtung bei *Cutleria multifida* nach Thuret, Reinke und Falkenberg. 1 weibliche Gametangien (Oogonien), 2 männliche Gametangien (Antheridien), 3 Mikrogameten (Spermatozoiden), 4 bewegliche Makrogamete, 5 zur Ruhe gekommene und abgerundete Makrogamete (Ei), im Momente der Befruchtung. Aus Oltmanns (1904. I. S. 470, Fig. 286).

Das Verhältnis der weiblichen und männlichen Pflanzen ist dort von Reinke als 2 : 3 festgestellt worden. Nach den Untersuchungen Thurets (1850 und 1851) ist an der französischen Küste sowohl Weiterentwicklung befruchteter und unbefruchteter Gameten möglich. An der Küste Englands dagegen treten nach neueren Befunden männliche Pflanzen nur im August und auch dann nur ganz spärlich auf, in den übrigen Monaten des Jahres werden sie überhaupt nicht gefunden. Die weiblichen Exemplare sind dagegen sehr reichlich vertreten und die entleerten Eier keimen fast alle ohne Befruchtung. Eine Analogie zwischen *Cutleria* und

*Ch. crinita* wird nun darin gesehen, daß auch letztere im Norden unseres Kontinentes nur in weiblichen Exemplaren gefunden wird, an denen trotzdem die Eiknospen ausreifen, während an gewissen Standorten Südeuropas wiederum antheridientragende Exemplare in nennenswerter Menge vorkommen, so daß hier einer Befruchtung nichts im Wege stehen dürfte. In anderer Hinsicht weichen die parthenogenetischen Vorgänge bei *Cutleria* und *Chara*, wie Oltmanns ausführt, von denjenigen bei den niederen Grünalgen ab. Es handelt sich bei ihnen nicht um eine Hemmung der sexuellen Tätigkeit zweier vorhandener Gameten, sondern um die Beseitigung oder Nichtausbildung des einen Geschlechtes. „Hierfür äußere Faktoren verantwortlich zu machen, liegt um so näher, als es ja Klebs bei *Vaucheria* gelang, durch kulturelle Eingriffe die bevorzugte Ausbildung des einen Geschlechtes herbeizuführen; allein genauer präzisiert sind weder für *Cutleria* noch für *Chara* jene Faktoren, und wenn Church (1898) glaubt, die Temperatur sei für die erste Gattung das treibende Agens, so ist das wenigstens nicht mit voller Sicherheit erwiesen."

So klingen also, meint Oltmanns, „die Befunde an *Cutleria* und *Chara* an das an, was Lotsy über *Balanophoreen*, speziell über *B. globosa* berichtet. Von dieser Pflanze fand er überhaupt keine männlichen Exemplare, und es ist fraglich, ob solche noch existieren. Die Pflanze dürfte „verwitwet" sein, und es ist durchaus möglich, daß die *Cutleria* oder *Chara* einmal dasselbe Schicksal ereilt, es brauchen z. B. nur die relativ wenigen Standorte, welche männliche Pflanzen der *Ch. crinita* beherbergen, durch Natur oder Menschenhand zerstört zu werden, um dieses Resultat herbeizuführen".

Embryologisch-cytologisch ist *Ch. crinita* bis jetzt noch nicht untersucht worden. Die Kenntnis der Characeen weist in dieser Hinsicht überhaupt noch beträchtliche Lücken auf.

Am längsten und am eingehendsten untersucht sind bis jetzt die Kernteilungsvorgänge verschiedener *Chara*- und *Nitella*-Arten. Seit 1880 ist infolge der älteren Untersuchungen von Schmitz (1879, S. 367), Strasburger (1880, S. 194) und Johow (1881) bekannt, daß bei den Characeen in Vegetationsspitze und Knoten Kernteilungen auf karyokinetischem Wege erfolgen und die schon früher bekannt gewordenen, eigentümlichen Amitosen auf die Internodialzellen dieser Pflanzen beschränkt sind. Durch die späteren Untersuchungen von Kaiser (1896), Debski (1897) und Strasburger (1897 b und 1908) wurde der Verlauf der Mitose in den teilungsfähigen Zellen und die auffällige Übereinstimmung des Kernteilungsvorganges der Charen mit demjenigen der höheren Pflanzen festgestellt. Auch in der Spermatozoidenentwicklung (siehe Fig. 11, S. 44), die seit den ersten Untersuchungen von

Mettenius (1845) zahlreiche Forscher beschäftigt hat und in späterer Zeit im besonderen von Schottländer (1893, S. 288), Guignard (1889 a und b) und Belajeff (1894) studiert worden ist, schließen sich die Characeen ebenfalls an die höheren Formen wie Moose und Pteridophyten an.

Die Entwicklung der Oogonien ist in den Hauptzügen bereits von A. Braun (1853) in seiner bedeutungsvollen Untersuchung „Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen" festgestellt worden. Die feineren cytologischen Verhältnisse sind später von E. Overton (1890) für *Nitella syncarpa*, von Debski (1898) für *Ch. fragilis* und von Goetz (1899) für *N. flexilis* und *Ch. foetida* studiert worden. An dessen Erörterungen über die Bedeutung der sog. Wendezellen schließen sich die Arbeiten von Ernst (1901 a) und Goebel (1902) an, die im Gegensatz zu Goetz, der eine Ableitung der Oogonien von den Archegonien der Moose versuchte, auf die Analogien zwischen Antheridium- und Oogoniumentwicklung hinwiesen. Speziell von Schenck (1908) ist dann auch noch die Ähnlichkeit der Antheridiumentwicklung von *Chara* mit der Ausbildung von Sori plurilokulärer Gametangien gewisser Braunalgen hervorgehoben worden.

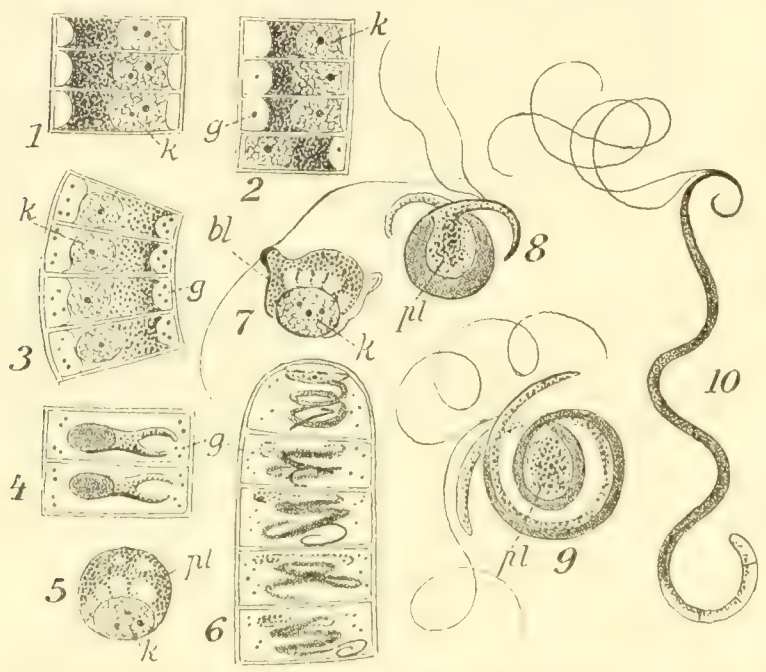



Fig. 11. Spermatozoidenentwicklung von *Chara foetida*. 1—4 und 6 Stücke spermatogener Fäden in Seitenansicht, 5, 7—9 spermatogene Fäden im Querschnitt. 10 freies Spermatozoid, *k* Kern, *pl* Plasma, *bl* Zilienbildner (Blepharoplast), *g* Geißeln (in der Seitenansicht spermatogener Zellen erscheinen dieselben im Querschnitt, also punktförmig).
Nach Belajeff (1894), aus Oltmanns (1905, II, S. 42, Fig. 475).

Über die Befruchtungsvorgänge bei *Chara* und *Nitella* liegen erst einige wenige Angaben in den Arbeiten von Overton und Goetz vor. Die Kernverhältnisse der Zygoten während der Ruheperiode und namentlich während der ersten Keimungsstadien sind schon oft, aber immer mit geringem Erfolg, gesucht worden. Die Ausbildung der harten und spröden Sporenschale, der große Stärkegehalt der Eizellen setzen diesen Feststellungen bedeutende,

nur durch außerordentliche Geduld und Sorgfalt zu überwindende Schwierigkeiten entgegen.

Diese Lücke in der Kenntnis des Entwicklungsganges der Zygosporen ist auch die Ursache, daß für die Characeen bis in die allerjüngste Zeit die Feststellung des Ortes und des Verlaufes der Reduktions- und Tetradenteilung ausstand. Ein Generationswechsel mit verschiedener Chromosomenzahl der Generationen, wie er in neuerer Zeit auch für andere hochorganisierte Algen (Braun- und Rotalgen) nachgewiesen werden konnte, schien bei den Characeen nicht vorhanden zu sein. Ebensowenig wie eine mit Reduktion verbundene Sporenbildung konnte in ihrem Entwicklungsverlauf eine während der Oogonium- und Antheridiumbildung vor sich gehende Reduktionsteilung festgestellt werden, wie es bei Diatomeen, bei *Fucus* und anderen Braunalgen möglich gewesen ist. So haben Debski (1897 und 1898), ebenso Goetz (1899) umsonst nach einer Reduktionsteilung im Verlauf der Spermatogenese und der Oogoniumentwicklung von *Ch. fragilis* und *foetida* gesucht. Auch die Bemühungen Strasburgers (1908, S. 31) blieben bei Untersuchungen an *Ch. fragilis* und *N. syncarpa* in dieser Richtung völlig ohne Erfolg.

Der Umstand, daß die Kerne, die bei den Charen zur Bildung der Spermatozoiden Verwendung finden, ebensoviel Chromosomen wie die Thalluszellen aufweisen, veranlaßte Strasburger (1897 c, S. 413) zur Vermutung, daß sich bei *Chara* die Zahlenreduktion der Chromosomen sehr frühzeitig vollziehe und vielleicht der „Vorkeim" der Charen die diploide Chromosomenzahl führe. Damit kam er gewissermaßen auf eine Vorstellung zurück, welche schon 1878 durch Vines (vgl. Bonnet 1914, S. 2) entwickelt worden war, der *Coleochaete* und *Chara* im Gegensatz zu allen anderen Thallophyten einen richtigen Generationswechsel nach Art desjenigen der Moose zuschrieb, in welchem er den Proembryo (Vorkeim) von Chara dem Moossporogonium, also der diploiden Sporophytengeneration, homolog setzte. Aus morphologischen Gründen, auch wegen des völligen Mangels einer Bildung ungeschlechtlicher Sporen am Vorkeim oder an anderer Stelle der Charen, ist dieser Vergleich unhaltbar. So modifizierte auch Strasburger in einer seiner späteren Arbeiten (1908, S. 38) die früher geäußerte Ansicht dahin, daß die Reduktionsteilung der Characeen noch früher im Entwicklungsgang, bei der Teilung des diploiden Zygotenkerns stattfinden müsse. Die gleiche Ansicht hat fast gleichzeitig und unabhängig von Strasburger auch Winkler (1908, S. 310) geäußert.

Es gehören die Characeen nach dieser Ansicht, die ich ebenfalls seit langem teilte und die in diesem Jahre in der vorläufigen Mitteilung von Oehlkers (1916, S. 226) eine Bestätigung gefunden hat,

also zu denjenigen pflanzlichen Organismen, die als selbständige Bionten nur durch die Haploidphase vertreten sind. Ihr haploider Thallus erzeugt Geschlechtsorgane, das befruchtete Ei liefert die diploide Zygote, welche nach einem mehrmonatlichen Ruhestadium bei Beginn der Keimung die durch die Befruchtung verdoppelte Chromosomenzahl wieder auf die einfache Zahl zurückführt. Als Beispiele von Pflanzen, deren Diploidphase in ihrer einfachsten Form nur aus der Zygote besteht, galten bisher nur *Chlamydomonadineen*, die *Conjugaten*, *Oedogonium* und *Coleochaete*. Erst in allerneuester Zeit ist gezeigt worden, daß dieser Typus im Pflanzenreich, im besonderen auch bei höher organisierten Algen, wahrscheinlich eine bedeutend weitere Verbreitung besitzt. So hat Svedelius (1915) in seiner eingehenden Studie über *Scinaia furcellata* den Beweis erbracht, daß auch bei dieser Pflanze die erste Teilung des diploiden Kerns eine Reduktionsteilung ist. Als Resultat derselben entstehen vier Kerne. Er faßt *Scinaia* als Repräsentant eines besonderen Generationswechseltypus unter den Florideen auf, gekennzeichnet eben dadurch, daß die erste Teilung des diploiden Kerns eine Reduktionsteilung ist. Sämtliche Individuen sind infolgedessen von einer und derselben Art, nämlich monözische haploide Geschlechtsindividuen. Svedelius bezeichnet nun Florideen mit diesem Reduktionsteilungs- und Generationswechseltypus als haplobiontisch zum Unterschied gegenüber den diplobiontischen Florideen, bei denen außer haploiden Geschlechtsindividuen auch diploide Tetrasporen-Individuen vorhanden sind, deren Reduktionsteilung also, ähnlich wie bei *Dictyota* und *Cutleria*, auf besonderen Pflanzen stattfindet. Die Characeen gehören, da sie ebenfalls nur in einer Lebensform auftreten und ihre Reduktionsteilung sich ebenfalls bei der Teilung des Zygotenkerns abspielt, zu den haplobiontischen Pflanzen[1]).

Ausgehend von der Annahme, daß bei den amphimiktisch gebliebenen Charen die beiden ersten Teilungsschritte in der keimenden Spore mit einer Reduktionsteilung verbunden sind, hat schon

[1]) Obiger Abschnitt ist, wie die einleitenden Kapitel des Buches überhaupt, im Sommer 1915 entworfen worden und hat im Winter 1915/16 seine definitive Fassung erhalten. Die vorgenommene Scheidung des Entwicklungsganges von *Chara* in Haploid- und Diploidphase ist auch in meiner vorläufigen Mitteilung über experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis (bei der Schriftleitung der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ als Manuskript eingegangen am 30. September 1916) durchgeführt. Sie gründete sich auf dieselben Überlegungen über die Beziehungen zwischen Reduktionsteilung und Generationswechsel, die ungefähr gleichzeitig und unabhängig voneinander auch Kylin (1916), Renner (1916) und Buder (1916) beschäftigt und zu ihren Mitteilungen über den Generationswechsel der Algen, die Terminologie des Generationswechsels und den Generations-, Phasen- und Gestaltwechsel im Pflanzenreich Anlaß gegeben haben.

Winkler (1908, S. 310) die Möglichkeiten diskutiert, die sich hieraus für die cytologischen Verhältnisse und die Entstehung der Parthenogenesis von *Ch. crinita* ergeben. Er ließ dabei noch unentschieden, ob es sich um somatische oder generative Parthenogenesis handle. Größere Wahrscheinlichkeit kommt nach seiner Ansicht der letzteren Annahme zu, „da nach ihr von allen Zellen nur die Oospore nicht die ihr gebührende Chromosomenzahl besitzt, während nach der anderen Annahme die Oospore als einzige von allen Zellen die normale Chromosomenzahl im Kern hat. Entscheidung bringen kann hier wohl nur der Befruchtungsversuch und der Vergleich mit den Chromosomenzahlen der anderen amphimiktisch gebliebenen Chara-Arten".

Angaben über die Chromosomenzahl von *Ch. crinita* und einiger anderer Charen hat Strasburger (1908) wenig vor dem Erscheinen der Winklerschen Zusammenfassung publiziert, so daß dieser sie nur noch in einem Nachtrage berücksichtigen konnte. Strasburger hat die Chromosomenzahl parthenogenetischer Pflanzen von *Ch. crinita* an Material aus Kiel zu 18 bestimmt. Die gleiche Zahl fand er auch bei *Ch. fragilis*. Unter der Annahme, daß die Reduktionsteilung sich beim ersten Teilungsschritt der Characeenzygote vollziehe, würde also, meint Strasburger, „Parthenogenesis, wie sie für *Ch. crinita* angegeben wird, auf nicht allzugroße Schwierigkeiten stoßen. Es braucht nur die Reduktionsteilung bei der Keimung der Azygote ausgeschaltet zu werden. Für die auszubildende haploide Generation wäre ja die erforderliche Zahl von Chromosomen da".

Strasburger stellte ferner fest, daß die parthenogenetische *Ch. crinita* und die amphimiktische *Ch. fragilis* auch in der Größe ihrer Zellen und Kerne übereinstimmen. Ferner zeigten die Oogonien der beiden Arten, sowie die Kerne ihrer Eizellen auf gleichen Entwicklungsstadien dieselbe Größe. Da sonst im allgemeinen diploide Eier und diploide Kerne apogamer Arten größer sind als die haploiden bei verwandten, sexuell gebliebenen Arten, schloß er, daß die oogonientragende Generation von *Ch. crinita* als haploid zu gelten habe. Der gleichen Ansicht hat sich auf Grund der Strasburgerschen Befunde auch Winkler (1913) in seiner zweiten Übersicht über die Erscheinungen der „Apogamie und Parthenogenesis im Pflanzenreiche" angeschlossen. Er bezeichnet *Ch. crinita* als einziges sicheres Beispiel von generativer Parthenogenesis, also Keimbildung aus einem unbefruchteten Ei, dessen Kern nur mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, bei typisch oogamen Pflanzen und fügt hinzu: „Ob eine Befruchtung bei der Pflanze noch möglich ist, ist nicht bekannt, muß aber wohl als

wahrscheinlich gelten. Denn es gibt Formen der *Ch. crinita*, z. B. im Lago di Pergusa bei Castrogiovanni in Sizilien, bei denen männliche Stöcke so häufig sind, daß auf zwei weibliche Individuen ein männliches kommt; das ist wohl nur möglich, wenn Amphimixis eingreift."

Die meisten Schlüsse über das Wesen der Parthenogenesis von *Ch. crinita* basieren auf indirekter Beweisführung, die Annahme generativer Parthenogenesis vor allem auf dem Vergleich ihrer Chromosomenzahl mit derjenigen von *Chara fragilis*. Die Untersuchungen, über die im nächsten Kapitel zu berichten ist, haben nun ergeben, daß Strasburger und mit ihm Winkler durch diesen Vergleich in der Deutung der Verhältnisse auf eine unrichtige Fährte gekommen sind. Trotz der Übereinstimmung der Chromosomenzahlen von *Ch. fragilis* und der parthenogenetischen *Ch. crinita* liegt bei der letzteren nicht die von Strasburger angenommene echte Parthenogenesis oder generative Parthenogenesis nach Winkler, sondern, um an dieser Stelle dessen Bezeichnungsweise noch beizubehalten, somatische Parthenogenesis vor.

## 4. Zusammenfassung.

1. Die diözische *Ch. crinita* ist an der großen Mehrzahl ihrer Standorte nur mit oogonienbildenden Individuen vertreten, die Parthenosporen bilden.

Durch Kulturversuche mit isolierten Pflanzen solcher Standorte ist die parthenogenetische Entstehung ihrer Sporen, das völlige Fehlen männlicher Organe und damit von Befruchtungsvorgängen völlig sicher gestellt.

2. Auf Grund des Vorkommens, der Standortsverhältnisse und der Kulturversuche sind für *Ch. crinita* ähnliche Beziehungen zwischen Parthenogenesis und den ökologischen Bedingungen wie bei fakultativ parthenogenetischen Algen angenommen worden, wobei aber, im Gegensatz zu diesen, unter dem Einfluß äußerer Faktoren nicht nur eine Hemmung der sexuellen Tätigkeit vorhandener Gameten, sondern die völlige Beseitigung resp. Nichtausbildung des männlichen Geschlechtes eingetreten sein soll.

3. Nach den Ergebnissen der bis jetzt vorliegenden entwicklungsgeschichtlich-zytologischen Untersuchungen wird die Parthenogenesis von *Ch. crinita* als generativ aufgefaßt. Ihre Parthenosporen führen im Kern gleichviel Chromosomen wie die übrigen Zellen der ganzen Pflanze und erfahren bei der Keimung keine Reduktionsteilung.

Befruchtung und damit Zygosporenbildung parthenogenetischer Pflanzen sind noch möglich und bleiben in der Regel nur aus, weil an den meisten Standorten der Pflanze die männlichen Individuen fehlen.

Drittes Kapitel.

# Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei Chara crinita.

## 1. Das Untersuchungsmaterial.

Meine eigenen Untersuchungen an *Chara crinita* haben schon 1900 begonnen und sind veranlaßt worden durch die Entdeckung des eigentümlichen Pseudohermaphroditismus bei der diözischen *Nitella syncarpa* (Ernst 1901a). Das Vorkommen von spermatogenen Fäden im Inneren der Oogonien eines weiblichen Stockes dieser *Nitella* (Fig. 12, S. 50) gab Veranlassung, bei *Chara crinita* nach ähnlichen Anomalien und damit nach einer weiteren, bis dahin noch nicht vorausgesehenen Möglichkeit gelegentlicher Befruchtung, einer völligen oder teilweisen Erklärung der so rätselhaften Parthenogenesis dieser Chara zu suchen.

Die Beschaffung von Untersuchungsmaterial von *Ch. crinita* ist trotz der weiten Verbreitung der Pflanze nicht leicht. Obschon die Characeen in mehrfacher Hinsicht Gegenstand interessanter Untersuchungen gewesen sind und wohl auch in jedem Universitätslaboratorium zu kursorischen Zwecken gehalten oder doch untersucht werden, scheinen nur verhältnismäßig wenige Botaniker über die Characeen-Arten ihres Sammelgebietes genauer orientiert zu sein. So ist Strasburger, der für die Beschaffung des Materiales zu seinen Untersuchungen ausgedehnte Korrespondenzen und die Inanspruchnahme von Fachkollegen aller Kontinente und Zonen nicht scheute, noch 1908 ausschließlich auf die Untersuchung einer Probe fixierten Materiales angewiesen geblieben, das seinerzeit G. Karsten in Kiel gesammelt und fixiert hatte. Aus diesem Grunde ist es vielleicht nicht ganz unangebracht, wenn ich über meine sich über mehr als ein Jahrzehnt erstreckenden Bemühungen, mir *Ch. crinita* zu verschaffen, hier etwas ausführlich berichte.

Lebendes Material von *Chara crinita* erhielt ich 1900 und nochmals 1902 und 1904 durch die gütigen Bemühungen von Konservator L. Holtz in Greifswald, einem bewährten Characeenkenner und Bearbeiter der Characeen Neu-Vorpommerns und der Insel Rügen und Usedom (1891).

In den folgenden Jahren verschaffte mir Dr. Ch. Sonder in Oldesloë, der 1890 mit einer Untersuchung über die Characeen der Provinz Schleswig-Holstein und Lauenburg promoviert hatte und auch später noch eifrig Characeen sammelte, zu wiederholten Malen neue Sendungen. So habe ich seit 1900 *Ch. crinita* nebst anderen Charen und Nitellen fast ununterbrochen in Kultur gehalten.

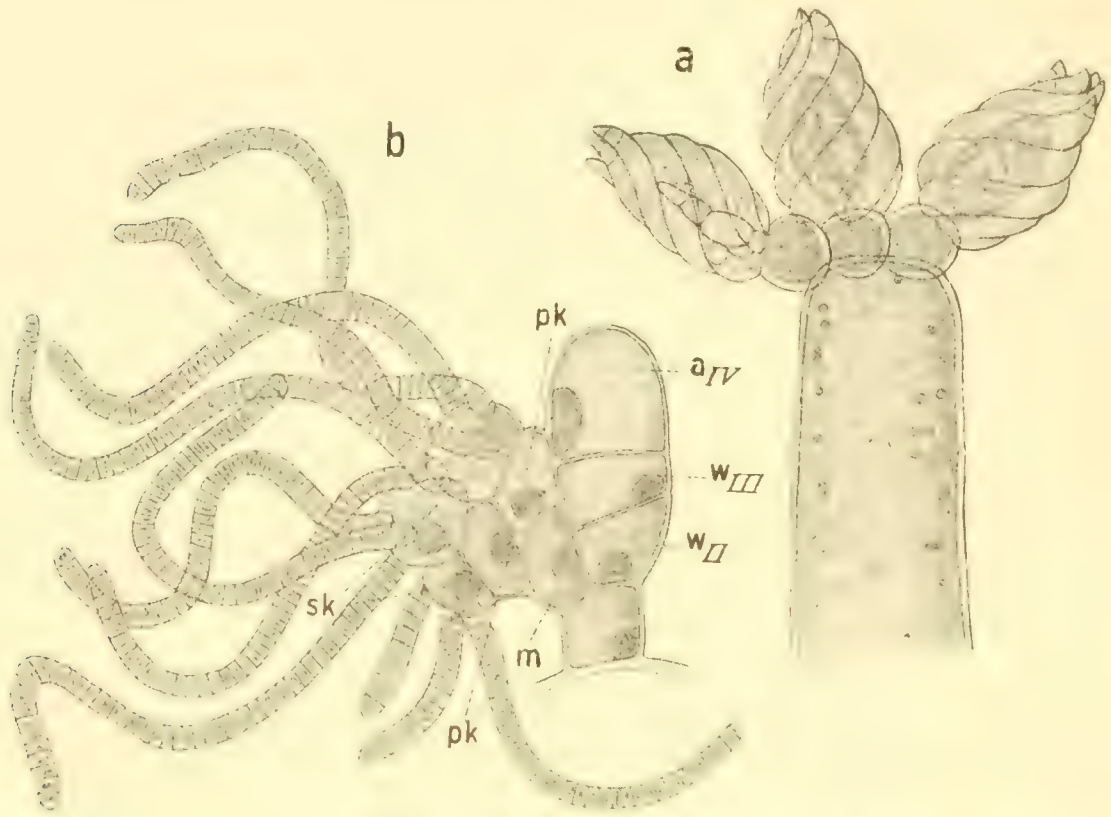



Fig. 12. Pseudo-Hermaphroditismus bei *Nitella syncarpa*. *a* kurzes Adventivblättchen, ohne Endstrahl. Von den drei scheinbar endständigen Oogonien sind zwei vollständig mit spermatogenen Fäden erfüllt; im dritten Oogonium sind von den aus der ersten Wendezelle entstandenen Zellen nur noch zwei vorhanden. *b* zentrale Zellpartie aus dem Hüllquirl eines vermännlichten Oogoniums herauspräpariert. *k* Knotenzentralzelle, *wII* zweite Wendezelle, *wIII* dritte Wendezelle, *aIV* Eizelle, *m* manubriumartige Zelle, *pk* primäre und *sk* sekundäre Köpfchen. Die spermatogenen Fäden aus 50—60 Spermatozoidmutterzellen zusammengesetzt. Aus Ernst (1901 a, Taf. 3, Fig. 32 und 33).

Ausgedehnte Kulturversuche für die schon damals geplanten experimentellen Befruchtungsstudien und Untersuchungen über die Variabilität mußten leider der Raumverhältnisse unseres Institutes wegen unterbleiben. Eine Beschränkung auf die Heranzucht des zu morphologischen Untersuchungen notwendigen Materiales war geboten. Einer Reihe von morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über den Aufbau verschiedener *Chara*-Arten aus unserem Institut gehört auch die 1906 von Witt publizierte Arbeit über *Chara ceratophylla Wallr.* und *Ch. crinita Wallr.* an.

Die Vorgänge der Oogonium- und Sporenbildung, sowie der Sporenkeimung waren in dieser Arbeit nicht inbegriffen. Hierüber war eine besondere Arbeit in Aussicht genommen, welche allerdings in den folgenden Jahren, anderer Studien halber zu wiederholten Malen zurückgestellt, nicht über das für andere Charen bereits Bekannte hinaus gedieh.

Hermaphroditische Sexualorgane oder normale Antheridien, deren gelegentliches Vorkommen an den weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita* Clavaud angenommen hatte, waren trotz wiederholter und sorgfältiger Untersuchung an diesen parthenogenetischen Pflanzen aus Norddeutschland nicht auf-

Fig 13. *Chara crinita Wallr.* aus Norddeutschland. 1 getrocknete Sprosse aus einer am 27. August 1904 von Greifswald erhaltenen Materialsendung. 2 Sprosse aus einer hellbeleuchteten, 3 ein Sproß einer schwächer beleuchteten Laboratoriumskultur, beide vom 15. April 1905 bis 25. August 1905 aus Stecklingen gewachsen. Auf halbe Größe verkleinert.

zufinden. So schien schließlich eine Aufklärung über das Wesen der Parthenogenesis von *Ch. crinita* von der Untersuchung der weiblichen Pflanzen nördlicher Standorte nicht mehr zu erwarten. Mein Bestreben ging also dahin, mir *Ch. crinita* von einem der wenigen Standorte zu verschaffen, an denen männliche Pflanzen gefunden worden waren. Die Aussichten dazu waren während eines ganzen Jahrzehntes nicht besonders ermutigend.

Die vier Standorte, von denen schon A. Braun männliche Pflanzen von *Ch. crinita* vorgelegen hatten, sind bereits genannt worden.

Aus der Umgebung von Guriew am kaspischen Meere hatte Lessing (1834, S. 213) als *Ch. Karelini n. sp.* eine diözische Art beschrieben. A. Braun hat dieselbe dann (1856, S. 348) auf Grund der Untersuchung eines von Lessing stammenden Büschelchens dieser Chara, das sich aus einem Gemisch weiblicher und männlicher Pflanzen zusammensetzte, als *Ch. crinita* erkannt. Die Möglichkeit, die Pflanze bei Guriew von neuem, ohne einen unverhältnismäßig großen Kostenaufwand suchen zu lassen, hat sich mir erst in allerjüngster Zeit eröffnet. Über das Resultat dieser Nachforschungen in der Umgebung von Guriew, in welcher Lessing außer *Ch. crinita* auch noch eine der *Chara ceratophylla* nahestehende *Ch. Kirghisorum n. sp.* notiert hat, wird der Zeitumstände wegen erst später zu berichten sein.

Wegen der Beschaffung von *Ch. crinita* aus dem Piräus bei Athen trat ich 1914 mit Prof. S. Miliarakis in Athen in Verbindung. Er stellte mir, wie auch Privatdozent Dr. N. Montesantos, in liebenswürdiger Weise seine Mithilfe in Aussicht. Das Ergebnis mehrerer Nachsuchungen des letzteren im Piräus und dessen Umgebung führte leider nur zur Auffindung einiger Exemplare von *Chara foetida*, von *Ch. crinita* war keine Spur zu finden.

Auch der Standort von *Ch crinita* in der Umgebung von Salzburg bei Hermannstadt in Siebenbürgen ist wahrscheinlich eingegangen. Im August 1847 hatte Schur in salzigem Wasser bei Salzburg eine kleine, dichtrasige Form einer diözischen Chara gefunden. Das A. Braun vorliegende Material dieses Standortes konnte nicht völlig sicher bestimmt werden, weil es nur aus männlichen Exemplaren bestand. Immerhin wurde die Pflanze von Braun als *Ch. crinita var. transylvanica ad interim* bezeichnet. Von Nachforschungen an diesem Standorte schien kein Erfolg zu erwarten, denn Pax berichtet in seinen Grundzügen der Pflanzenverbreitung in den Karpathen (1908, S. 122), daß er unter Führung eines sach- und ortskundigen Freundes, des Apothekers Henrich in Hermannstadt, auf mehreren Exkursionen vergeblich nach *Chara crinita* gesucht habe.

Nicht viel besser schienen die Verhältnisse zur Materialbeschaffung an dem von A. Braun (1856, S. 349) angegebenen Standort bei Courteison unweit Orange zu sein. Unter den hier von Requien gesammelten Exemplaren der *Ch. crinita* befand sich ein männliches, das mit vorzüglich erhaltenen Antheridien reichlich versehen war, während alle anderen in gewöhnlicher Weise reife und unreife Oogonien trugen. In der neuen Characeenflora von Frankreich gibt Hy (1913, S. 29) für *Ch. crinita* den von Braun genannten Standort bei Courteison nicht mehr an. Da er weder die Tatsache erwähnt, daß dort *Ch. crinita* ♂ gefunden worden sei, noch sonst über das Vorkommen männlicher Pflanzen berichtet, ist zu schließen, daß auch unter allen anderen seither in Frankreich gemachten Funden dieser Art niemals mehr männliche Exemplare, oder wenigstens nicht in größerer Zahl vorhanden gewesen sein werden. Die Möglichkeit, Nachforschungen in Courteison selbst anzustellen oder anstellen zu lassen, ist in den letzten Jahren nicht vorhanden gewesen.

So wären meine Bemühungen völlig resultatlos geblieben, wenn nicht in der neueren Characeenliteratur zwei weitere Standorte von *Ch. crinita* mit männlichen Pflanzen mitgeteilt worden wären. Diese Standorte sind wiederum ziemlich weit voneinander abliegend, der eine im ungarischen Tieflande, der andere in Sizilien.

Nachdem in der älteren floristischen Literatur (vgl. z. B. Leonhardi 1863, S. 181 und Filarszky 1893, S. 122) schon mehrere ungarische Standorte der weiblichen *Ch. crinita* angegeben worden waren, hat zuerst Kerner (1877, S. 133) zwischen Budapest und Soroksár, in Lachen unterhalb der Gubacs-Csárda *Ch. crinita* auch mit männlichen Pflanzen gefunden. Offenbar an denselben Standorten, nämlich in zwei nahe bei einanderliegenden Sümpfen und einem Teich nächst der Gubacser Pußta ist sie bis in die neueste Zeit zu wiederholten Malen von F. Filarszky, z. Z. Direktor der botanischen Abteilung des ungarischen Nationalmuseums in Budapest, gesammelt worden. Er hat *Ch. crinita* noch an einer größeren Zahl anderer Standorte in der näheren und weiteren Umgebung von Budapest aufgefunden und dabei die Wahrnehmung gemacht, daß an der Mehrzahl dieser Standorte nur die weibliche Form vorkommt. Nur an einigen wenigen weiteren Standorten wurden, gleich wie an denjenigen der Gubacser Pußta, mit den weiblichen Pflanzen auch männliche vereinigt vorgefunden (1893, S. 122).

Ungefähr gleichzeitig mit Migula kam Filarszky durch Beobachtung von Kulturen rein weiblichen Materiales zu Ergebnissen, welche ebenfalls die von den früheren Forschern festgestellte Parthenogenesis dieser Art bestätigten. Das an einem Standorte ausgehobene Material ging in der Kultur bald nach der Reife und dem

Abfallen der Oosporen vollkommen zugrunde. Im Frühjahr des folgenden Jahres füllte sich das Kulturgefäß wieder mit neuen, jungen, aus dem Schlamme hervordringenden Pflänzchen, die alle ohne Ausnahme sich bald als weiblich erwiesen, indem schon nach Erlangung geringer Größe an jeder Pflanze reichlich Oogonien und hernach reife, schwarze Sporen zur Ausbildung gelangten. Dieser Vorgang wiederholte sich während 5 Jahren von Jahr zu Jahr und „auch meine gegenwärtige (1893) ganz reine, leicht und sicher kontrollierbare Kultur kann einzig und allein nur den auf parthenogenetischem Wege entstandenen Oosporen ihr Dasein verdanken".

Dagegen war es Filarszky bei seinen wiederholten Exkursionen aufgefallen, „daß an solchen Standorten, wo beständig nur weibliche Pflanzen beobachtet wurden, von Jahr zu Jahr immer nur wieder weibliche Pflanzen auftreten, männliche Pflanzen hingegen nicht erscheinen, wo hingegen weibliche Pflanzen mit männlichen gemischt auftreten, entwickeln sich immer von neuem wieder männliche und weibliche Nachkommen. Diese Erscheinung beobachtete ich schon seit Jahren in der Umgebung von Budapest an verschiedenen voneinander weit entfernten Standorten der *Ch. crinita* (diesseits und jenseits der Donau) und vielleicht werde ich nicht eben ganz unbegründet folgern, daß männliche Pflanzen der *Ch. crinita* nur aus befruchteten Oosporen sich entwickeln, während weibliche Pflanzen aus befruchteten, aber auch aus unbefruchteten Oosporen entstehen können".

Diese 1893 publizierten Beobachtungen Filarszkys, welche auch in einem Referate von Möbius[1]) erwähnt worden sind, wären geeignet gewesen, schon längst das ganze Problem der Parthenogenesis von *Ch. crinita* auf eine neue Basis zu stellen. Die schöne Publikation ist aber in der einschlägigen Literatur, ähnlich den Mitteilungen Clavauds, gänzlich übersehen worden und findet sich auch in Migulas sonst so trefflicher Bearbeitung der Characeen in Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz weder im allgemeinen Teil noch in der Besprechung von *Ch. crinita* erwähnt. Auf die Entwicklung der bisherigen Kenntnis von *Ch. crinita* ist diese Mitteilung bis jetzt völlig ohne Einfluß gewesen und ich muß gestehen, daß ich selbst die separat im Buchhandel erschienene und heute nur recht selten noch antiquarisch erhältliche Originalarbeit Filarszkys ebenfalls erst vor wenigen Monaten in die Hände bekommen habe, und 1909 fast zufällig auf die Mitteilung seiner Funde von *Ch. crinita* in dem bereits zitierten Werke von Pax gestoßen bin.

[1]) Justs Botan. Jahresbericht 1893, 21, 1. S. 78.

Als ich mich im Spätsommer 1910 wegen Beschaffung lebender männlicher und weiblicher Pflanzen von *Ch. crinita* an Dr. Filarszky wandte, stellte er mir sofort in liebenswürdiger Weise seine Hilfe

Fig. 14. Weibliche (1) und männliche (2) Pflanze von *Chara crinita Wallr.* aus Budapest. Isolierte Pflanzen aus dem im Juli 1913 vom Standorte in der Gubacser Pußta erhaltenen Material. $^1/_2$ natürliche Größe.

in Aussicht. Ein Ausflug, den er noch im Oktober jenes Jahres an den schon genannten Teich nächst der Gubacser Pußta unternahm, in welchem er früher stets massenhaft *Ch. crinita* männlich

und weiblich gefunden hatte, blieb resultatlos, da der Teich keinen Tropfen Wasser mehr enthielt. Auch einige andere Budapest näher gelegene Standorte der ausschließlich weiblichen Form waren völlig eingetrocknet. In den Jahren 1911 und 1912 wurde die Einsammlung der Pflanzen durch ungünstig hohen Wasserstand verunmöglicht. Dagegen hatten Dr. Filarszkys Nachforschungen im Sommer 1913 wieder Erfolg und am 27. Juni 1913 hatte ich die große Freude, von ihm eine Sendung gut erhaltener männlicher und weiblicher Pflanzen von *Ch. crinita* zu erhalten, von denen ein Teil fixiert, der Rest dagegen in Kultur genommen wurde und gut gedieh.

Auch 1914 und 1915 hatte Dr. Filarszky die Güte, die Exkursionen an den Standort der seltenen Pflanze zu wiederholen, um für mich einiges Material zu sammeln. 1914 war nach seiner brieflichen Mitteilung am 18. Juni der Wasserstand des Teiches sehr hoch. Die Pflanzen waren ohne Ausnahme stark gestreckt und Dr. Filarszky berichtete, früher niemals so lange Exemplare der Pflanze gefunden zu haben. Offenbar infolge der mit dem schlafferen Bau verbundenen geringeren Festigkeit überstanden die 1914 gesandten Pflanzen die Reise weniger gut als diejenigen von 1913, in der Kultur gingen sie schlecht an und sind in der Folge bis auf ganz wenige zugrunde gegangen. Im August 1915 war der Wasserstand des Standortes so hoch, daß eine breite, sonst trocken liegende Zone des Ufers überschwemmt und die Einsammlung der Pflanze aus den inneren und tieferen Partien des Teiches unmöglich war.

Einen zweiten, auch von Winkler (1913, S. 274) erwähnten neuen Standort von *Ch. crinita* mit männlichen Pflanzen hat H. Ross in Sizilien entdeckt. Er fand im Juli 1893 den flachen Seegrund des Lago di Pergusa, bei Castrogiovanni, zum größten Teil mit einer reich fruktifizierenden Chara überdeckt. Sein Bericht über diesen und andere Characeenfunde in Sizilien ist erst 1905 publiziert worden. Die Chara aus dem See von Pergusa ist von Holtz, der die von Ross gesammelten Pflanzen bestimmte und beschrieb (1905 und 1906), als *Ch. crinita Wallr.* erkannt und als *f. pseudo-spinosissima* bezeichnet worden. Ross selbst macht über seinen wichtigen Fund nach eigenen Beobachtungen und der Beschreibung von Holtz u. a. folgende Angaben.

*Ch. crinita* bildet im See von Pergusa Pflanzen von 80 und mehr Zentimeter Länge. Ihre Stengelknoten sind sehr stark angeschwollen, was zuerst von Holtz als Anzeichen für die Möglichkeit einer Überwinterung gedeutet worden ist. Die Verzweigung ist spärlich, auf den oberen Drittel der Pflanze beschränkt, die Bestachelung reichlich. Die Antheridien der männlichen Pflanzen waren im

frischen Zustande orangerot. Sie fanden sich zu vier, die Oogonien bis zu drei an den Blättern vor. Die männlichen Pflanzen bildeten nach der Schätzung von Ross ungefähr einen, die weiblichen zwei Drittel des eingesammelten Materiales.

In der ausführlichen Standortsliste von *Ch. crinita* in der Parthenogenesisarbeit Brauns werden verschiedene Standorte auf der italienischen Halbinsel aufgeführt, dagegen das Vorkommen von *Ch. crinita* in Sizilien nicht erwähnt. In dem sizilianischen Florenwerke von Tornabene (1887) wird *Ch. crinita* für Palermo und Catania angegeben. Doch weder hier, noch in der neueren Aufzählung der sizilianischen Characeen von Formiggini (1908) und ebensowenig für alle anderen Teile Italiens ist bis jetzt weiteres über das Vorkommen männlicher Pflanzen dieser Art berichtet worden. Es liegen also zum mindesten in Sizilien, vielleicht in Italien überhaupt, die Verhältnisse ähnlich wie in Ungarn, das heißt, *Ch. crinita* mit männlichen Pflanzen ist selten, sozusagen eine Ausnahme, die meisten Standorte der Pflanze weisen ausschließlich weibliche Pflanzen auf.

Meine Bemühungen, aus dem See von Pergusa lebendes Material zu erhalten, sind ebenfalls lange erfolglos geblieben. Von den Fachkollegen an den Universitäten in Palermo und Catania war im besonderen Prof. G. Lopriore der erwähnte Standort näher bekannt und von ihm auch in einer kurzen Publikation (1901) beschrieben worden. Er ist seither nach Siena übergesiedelt und war 1913 nicht in der Lage, mir andere Kollegen zu nennen, welche mit den Verhältnissen jenes Standortes persönlich vertraut waren. Im Sommer 1915 stellte mir Prof. L. Buscalioni in Catania seine Hilfe in Aussicht, aber erst im Sommer 1916 bot sich Gelegenheit zur Ausführung der notwendigen Exkursionen an den Lago di Pergusa. In zuvorkommender Weise hat sich dabei Prof. G. Muscatello in Vertretung des von Catania abwesenden Prof. L. Buscalioni der Angelegenheit angenommen und mir durch einen Angestellten des botanischen Gartens zweimal, im Juni und im Juli dieses Jahres, nach meinen Angaben Material einsammeln und zweckdienlich präpariert und verpackt zuschicken lassen. Auch diese Pflanzen haben sich gut in Kultur nehmen lassen und werden eine Überprüfung der inzwischen an dem Budapester Material erhaltenen Resultate möglich machen.

Seit 1913 habe ich mich auch bemüht, weiteres Material der ausschließlich weiblichen *Ch. crinita* von möglichst verschiedenen Standorten Europas zu gewinnen. Dr. J. Groves, London, hat mir im August 1913 einige im Sommer 1912 in England gesammelte und getrocknete Exemplare von *Ch. crinita* mit scheinbar reifen Sporen übermittelt. Der Aussaat derselben ist leider keine Keimung

nachgefolgt. Dieses negative Ergebnis steht einigermaßen im Einklange mit Erfahrungen Migulas (1897, S. 359), der angibt, daß die Keimkraft getrockneter Sporen der parthenogenetischen Pflanzen von *Ch. crinita* im Gegensatz zu den Sporen normal geschlechtlicher Characeen viel weniger lange erhalten bleibe.

Von den Standorten Norddeutschlands, von denen mein erstes Untersuchungsmaterial herstammte, war es mir leider nicht möglich, in den letzten Jahren wiederum lebende Pflanzen zu erhalten. In Greifswald ist mit dem Tode von Konservator Holtz die Kenntnis der Fundorte von *Ch. crinita* offenbar verloren gegangen und in den neuen „Beiträgen zu einer Algenflora der Umgebung von Greifswald" von Wilczek (1913) und Schultz (1914) wird *Ch. crinita* in der Liste der Charen nicht aufgeführt. Dr. Ch. Sonder in Oldesloë hat hohen Alters wegen das Botanisieren aufgegeben und mein ehemaliger Schüler Dr. A. Witt, der sich auf meine Bitte hin der Mühe unterzog, an den seinerzeit in Begleitung von Dr. Sonder besuchten Standorten von *Ch. crinita* von neuem nach der Pflanze zu suchen, hatte leider weder dort noch an anderen Orten Erfolg.

Dagegen ist es mir gelungen, sehr schönes Material von *Ch. crinita* aus Dänemark und Schweden zu erhalten.

Fräulein A. Seidelin, Assistentin am botanischen Museum in Kopenhagen, besorgte mir Ende August 1913 gütigst lebendes Material von *Ch. crinita* mit reifen Sporen von einem ihr bekannten Fundorte, Praestö Fjord, auf der Ostseite von Seeland, und legte am Standorte selbst zahlreiche Vegetationsspitzen weiterer Pflanzen in Fixierungsflüssigkeiten ein. Eine zweite Sendung lebenden Materiales hat sie mir auch im Oktober 1915 wieder besorgt.

In Schweden bin ich Prof. Dr. Lagerheim in Stockholm, dem hochverdienten Algenkenner Dr. O. Nordstedt in Lund und meinem ehemaligen Schüler und Assistenten Dr. H. Huss, Botaniker am Gesundheitsamt in Stockholm, für freundliche Bemühungen zu Dank verpflichtet. Ganz besonderen Dank aber schulde ich Herrn Pastor O. J. Hasslow in Hanaskog, der mir zwei habituell recht stark verschiedene Formen von *Ch. crinita* von Standorten bei Sölvesborg und Valjö in der Provinz Bleking, südliches Schweden, nicht nur im September 1913, sondern wiederum in den Jahren 1914 und 1915 mit großem Entgegenkommen besorgt hat.

Prof. Dr. Dohrn, Leiter der zoologischen Station in Neapel, und sein derzeitiger Stellvertreter, Prof. Dr. Raffaële hatten die Güte, trotz der Ungunst der Zeitverhältnisse im Sommer 1915 in der Umgebung von Neapel, an einem schon von Braun (1856, S. 343) erwähnten, aber in der neueren Characeenliteratur Italiens nicht mehr aufgeführten Standort der *Ch. crinita* dem Lago d' Averno

bei Pozzuoli, nach dieser Pflanze suchen zu lassen. Die Nachforschung hatte unerwartet rasch Erfolg. Zwei reichliche Sendungen, die mir im August 1915 zukamen, enthielten gemischt mit anderen Charen eine außerordentlich langgliedrige, der von Ross im See von Pergusa gefundenen etwa vergleichbare, aber ausschließlich in weiblichen Exemplaren vorkommende *Chara crinita*. Auch dieses Material ist trotz einer mehr als achttägigen Reise in verhältnismäßig gutem Zustande eingetroffen und hat sich gut in Kultur nehmen lassen.

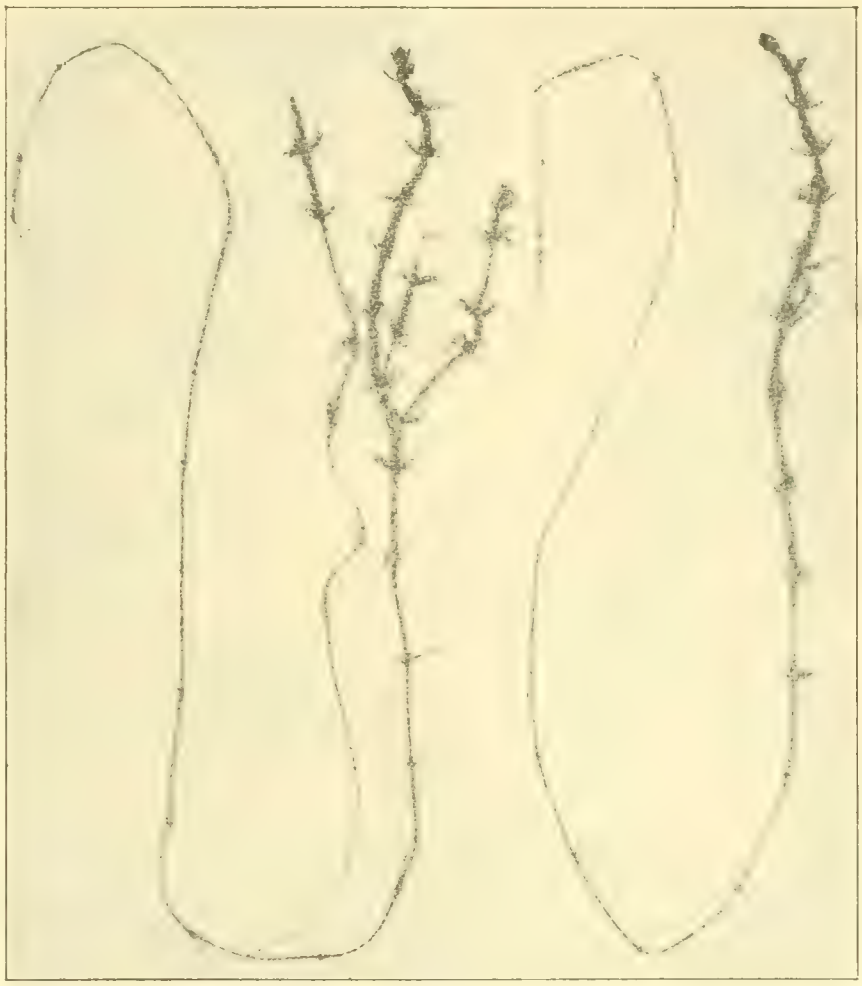


Fig. 15. *Chara crinita Wallr.*, parthenogenetisch, aus dem Averner See bei Pozzuoli (Neapel). Die meist nur schwach verzweigten oder unverzweigt gebliebenen Sprosse des am 19. August 1915 erhaltenen und auf Papier getrockneten Materiales waren nur im oberen blattragenden Teil grün, der untere Teil der Sprosse war gelblich. Er setzt sich aus blattlosen, zum Teil leicht angeschwollenen Knoten und stachellosen Internodien zusammen. Auf die Hälfte verkleinert.

Alle die genannten Fachgenossen und Kollegen haben durch ihre uneigennützigen Bemühungen einen wesentlichen Anteil an dem Zustandekommen meiner Untersuchungen. Ihnen allen, im besonderen aber Fräulein A. Seidelin, Hrn. Dr. F. Filarszky und Herrn Pastor J. Hasslow, welche persönlich zeitraubende Exkursionen für die Beschaffung der gewünschten Pflanzen ausführten, bin ich zu außerordentlichem Danke verpflichtet.

So bin ich denn seit Sommer 1913 allmählich in den Besitz eines mannigfaltigen Materiales von *Ch. crinita*, rein weiblicher Pflanzen aus Dänemark, Schweden und Italien, sowie männlicher und

weiblicher Pflanzen aus Ungarn und Sizilien gekommen. Nach dem Bezuge unseres neuen Institutes im Herbst 1913 standen mir auch genügende und passende Räumlichkeiten für ausgedehnte Kulturversuche zu Verfügung.

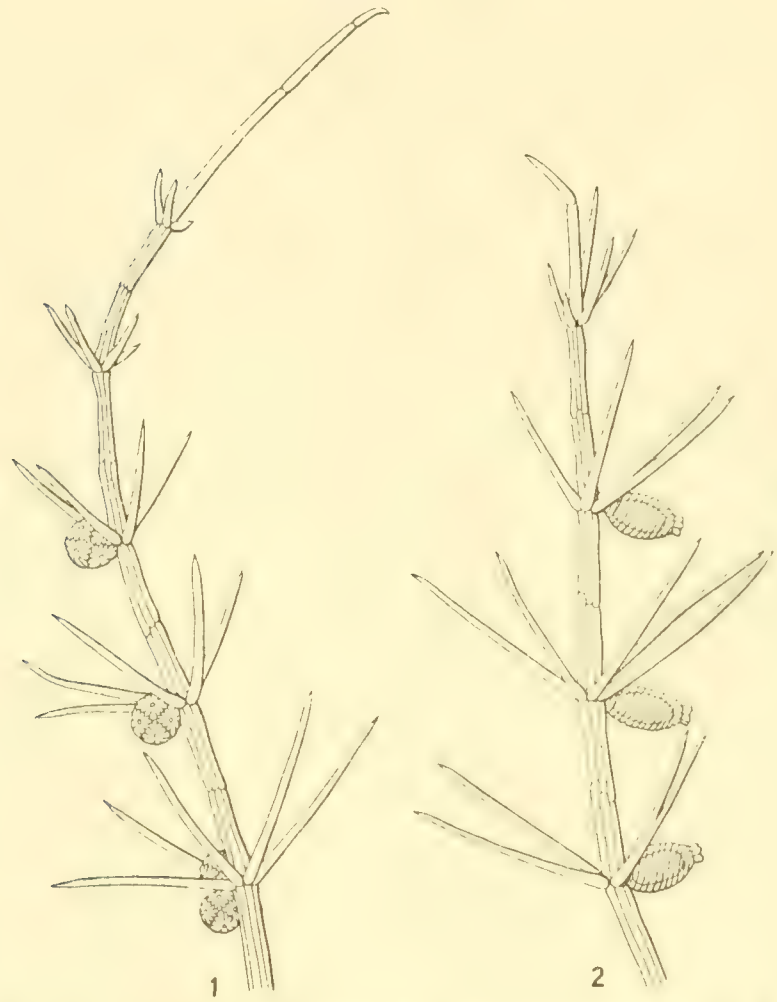



Fig. 16 Fertile Blätter männlicher und weiblicher Pflanzen von *Chara crinita Wallr.* 1. Blatt einer männlichen Pflanze, am untersten der drei fertilen Knoten zwei Antheridien, an den beiden anderen je ein Antheridium, zwei sterile, Blättchen tragende Knoten und drei nackte Endglieder. 2. Blatt einer befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanze mit drei oogonientragenden Knoten, einem sterilen Knoten und zwei nackten Endgliedern. Originalzeichnung 12/1, bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Von Anfang an wurden parallel gehende experimentelle und cytologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen vorgesehen. Die experimentelle Arbeit nahm ich selbst in Angriff. Die cytologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung mit den Hauptaufgaben: Feststellung allfälliger Befruchtungsvorgänge und des Reduktionsprozesses im ersten Verlauf der Keimung wurde als Dissertationsthema vergeben. Leider ist hernach dieser Teil der Untersuchung infolge Erkrankung der Mitarbeiterin zuerst nur langsam vorgerückt und später mehr als anderthalb Jahre gänzlich liegengeblieben. Er ist erst im Wintersemester 1915/16 wieder aufgenommen, im Sommer 1916 von neuem unterbrochen worden und wird nun jedenfalls, zumal inzwischen die Fragestellung durch die Ergebnisse der experimentellen Untersuchung wesentlich verändert und bestimmter geworden ist, wohl verhältnismäßig rasch zum Ziele führen.

So kann also vorerst nur über die von mir selbst vorgenommenen experimentellen Untersuchungen berichtet werden, die im Winter

1914/15 und besonders im Frühjahr 1915 zu recht unerwarteten und zu eifriger Weiterarbeit anspornenden Resultaten geführt haben.

Ich sehe an dieser Stelle von einer eingehenden Beschreibung der von den verschiedenen Standorten stammenden Pflanzen, im besonderen der noch fast gar nicht bekannten männlichen Pflanzen[1]) und des Geschlechtsdimorphismus von *Ch. crinita*, der ökologischen Bedingungen ihrer Standorte, ebenso von Angaben über meine seit Jahren ausprobierte Kultur- und Versuchstechnik ab. Dies alles wird Gegenstand einer besonderen ausführlichen Arbeit sein, deren Hauptziel die Untersuchung der Formen- und Rassenbildung innerhalb dieser interessanten Chara-Art ist.

## 2. Erste orientierende Untersuchungen und weitere Fragestellung.

Für die experimentelle Untersuchung war die Fragestellung zum Teil durch die im vorigen Kapitel skizzierten herrschenden Anschauungen über das Wesen der Parthenogenesis von *Ch. crinita*, zum Teil auch durch die Befunde bei anderen parthenogenetischen und apogamen Pflanzen einigermaßen vorgezeichnet.

Da bei fast allen apogamen Pflanzen nicht nur die Entwicklung der weiblichen, sondern auch der männlichen Sexualorgane und Sexualzellen im Vergleich zu den normal geschlechtlichen Verwandten gestört ist, war auch an den in Kultur gezogenen männlichen Pflanzen von *Ch. crinita* vor allem die Entwicklung der Antheridien zu verfolgen. In Analogie zu den apogamen Samenpflanzen war die Frage zu prüfen, ob eventuell bei *Ch. crinita* die männlichen Organe sich nicht mehr, oder vielleicht nur noch innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen normal entwickeln und funktionsfähige Spermatozoiden erzeugen und unter anderen ungünstigen Bedingungen, trotz der Anwesenheit männlicher Pflanzen — vergleichbar etwa der reichlichen Pollenbildung bei *Taraxacum* — alle Oogonien nur durch parthenogenetische Entwicklung Sporen liefern. Die Untersuchung hat nun in dieser Hinsicht festgestellt, daß sich Antheridium- und Spermatozoidenentwicklung an den in Kultur wachsenden Pflanzen in völlig normaler Weise abspielen. Die Antheridien erreichen bei günstigen Kulturbedingungen ungefähr dieselbe Größe, Form und Färbung wie am natürlichen Standorte. Die Schildzellen reifer Antheridien fallen regelmäßig auseinander, so daß das Gewirr spermatogener Fäden als gallertiges Flöcklein zwischen den gelösten Schildzellen heraushängt und, was

[1]) So schreibt Migula (1897, S. 349) am Schlusse seiner Liste der in der älteren Literatur vorhandenen Abbildungen von *Ch. crinita:* „Sämtliche Abbildungen geben nur die weiblichen Pflanzen wieder, es ist mir auch nicht erinnerlich, irgendwo Abbildungen einer männlichen Pflanze gesehen oder eine solche zitiert gefunden zu haben."

die Hauptsache ist, die mikroskopische Untersuchung stellte die massenhafte Ausbildung völlig normaler Spermatozoiden fest, die sich im Wasser lebhaft bewegten.

Die Möglichkeit war also vorhanden, auch an den kultivierten Pflanzen Befruchtungsversuche auszuführen.

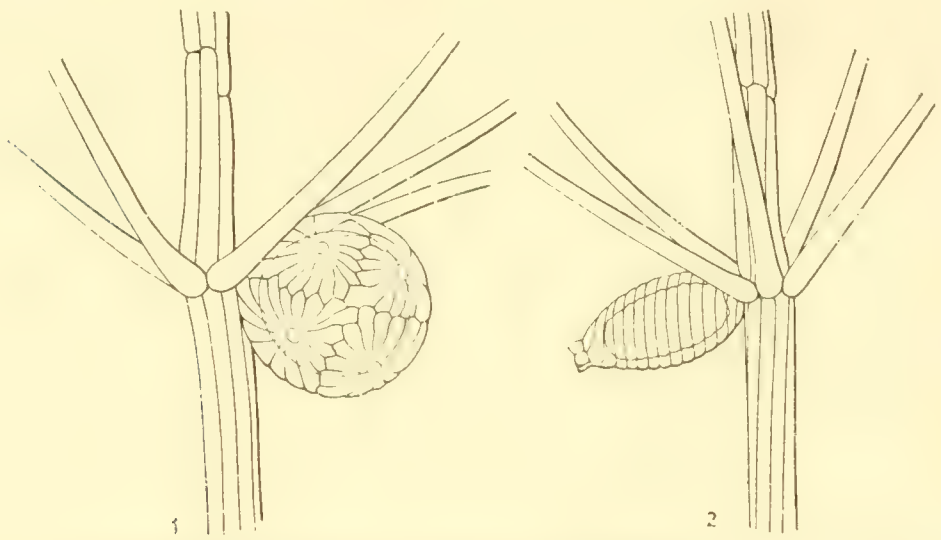


Fig. 17. Blattknoten mit Oogonium und Antheridium von kultivierten Pflanzen der *Chara crinita Wallr.* *1* Blattknoten einer männlichen Pflanze mit Antheridium, *2* Blattknoten einer befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanze mit Oogonium. Originalzeichnung 56/1, bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert.

Anhaltspunkte für die weitere Fragestellung gaben ferner einige bereits im Winter 1913 vorgenommene, variationsstatistische Untersuchungen an reifen Sporen. Veranlassung zu diesen Messungen war die Wahrnehmung, daß die Sporen des vegetativ kräftig entwickelten Budapester Materiales kleiner schienen als diejenigen der viel kleineren Pflanzen aus Dänemark und der zum Teil wahre Kümmerformen darstellenden Pflanzen aus Schweden. Die Möglichkeit war also ins Auge zu fassen, daß eventuell nicht nur in der Sporengröße, sondern auch in der Art der Fortpflanzung erbliche Rassen vorliegen könnten. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf einige wenige Angaben über die Länge der Sporen, welche an den Standorten meiner Versuchspflanzen selbst gereift und von den mir zugekommenen Pflanzen abgeerntet worden sind.

Als Klassengrenzen seien der Einfachheit halber die Teilstriche des Okularmikrometers (Obj. Leitz No. 3, Meßokular No. 2; Objektmikrometer von Zeiß 1 mm = 100 Teilstriche) angegeben. Für die Umrechnung in $\mu$ sei erwähnt, daß der wirkliche Abstand zweier Teilstriche des Mikrometers bei der angegebenen Vergrößerung 15,4 $\mu$ beträgt.

Die Messung von zweimal je ca. 500 Sporen des am 2. September 1913 von Pastor Haßlow in Sölvesborg, Schweden, gesammel-

ten Materiales ergab folgende Verteilung der Sporen auf die einzelnen Klassen:

| Länge der Sporen in Teilstrichen des Okularmikrometers. | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Von 486 Sporen gehören obigen Klassen an | | | | 3 | 3 | 4 | 15 | 30 | 36 | 85 | **100** | 81 | 60 | 41 | 21 | 6 | 1 |
| Von 494 Sporen gehören obigen Klassen an | | | | | 3 | 15 | 12 | 34 | 36 | 89 | **93** | 79 | 64 | 38 | 26 | 4 | 1 |

Die Verteilung der Varianten auf die einzelnen Klassen entspricht in diesem Sporenmaterial also einer ziemlich regelmäßigen eingipfligen Kurve. Zu ganz ähnlichen Resultaten haben auch die Messungen der Sporen des Materials geführt, das am 31. August 1913 von Fräulein A. Seidelin bei Praestö, Dänemark, gesammelt worden war.

Ganz andere Zahlenreihen wurden dagegen bei der Messung der Sporen von dem im Juni und Juli 1913 aus Budapest erhaltenen Material gefunden. Auch hier wurden zweimal je ca. 500 Sporen gemessen. Die Ergebnisse der beiden Auszählungen sind durchaus eindeutig. Es ergab sich folgende Verteilung auf die einzelnen Klassen:

| Länge der Sporen in Teilstrichen des Okularmikrometers. | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Von 486 Sporen gehören obigen Klassen an | | | | 5 | 14 | 24 | 25 | **41** | 32 | 21 | 33 | 51 | **61** | 57 | 50 | 31 | 29 | 7 | 3 | 2 |
| Von 481 Sporen gehören obigen Klassen an | 1 | 1 | 8 | 15 | 29 | 38 | **39** | 20 | 25 | 28 | 65 | **73** | 45 | 42 | 30 | 18 | 1 | — | 3 | |

An Stelle von 13—14 Klassen wie die Sporen der schwedischen und dänischen Pflanzen wies das Budapester Material 17—19 Klassen auf, zeigte also eine viel größere Variabilität als die Pflanzen der nordischen Standorte. Innerhalb dieser größeren Klassenzahl war überdies die Verteilung auf die einzelnen Klassen derart, daß ein niederes Maximum von Varianten auf die Klasse 25—26, ein größeres auf Klasse 30—31 entfiel. Eine Verteilung der Varianten also, die bei graphischer Darstellung stark von der typischen Zufallskurve abweicht und einer nicht sehr ausgeprägten zweigipfligen oder doch sehr stark asymmetrischen Kurve mit verlängertem und unregelmäßig ansteigendem Schenkel entspricht. Gegenüber dem Sporenmaterial der Standorte in Schweden und Dänemark schien dasjenige von Budapest weniger einheitlicher Natur zu sein.

Ein Gemisch von Sporen verschiedener Chara-Arten lag nicht vor. Das aus Budapest erhaltene und zur Sporengewinnung in Glasdosen aufbewahrte Material war ausschließlich *Ch. crinita* selbst. Eine Verwechslung dieser Art mit irgendeiner anderen europäischen Art ist übrigens, wie nur nebenbei bemerkt sei, bei der Eigenart ihres ganzen Habitus und der schon von bloßem Auge oder mit der Lupe wahrnehmbaren Merkmale in der Berindung und Bestachelung völlig ausgeschlossen.

So war also eine innere Verschiedenheit der kleineren und größeren Sporen von *Ch. crinita* dieses Standortes anzunehmen und zu versuchen, die stärkere Variabilität der Sporenlängen mit dem Vorkommen der männlichen Pflanzen, respektive dem Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung der Eizellen weiblicher Pflanzen in Beziehung zu bringen. Die Vermutung drängte sich auf, ob an diesem Standort der männlichen und weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita* eventuell nebeneinander Parthenosporen und Zygosporen gebildet würden und die verschiedene Entstehung die Größe der Sporen in dem Sinne beeinflusse, daß die eine Sporenform durchschnittlich größer sei als die andere. Bei Erwägung dieser Möglichkeit waren wiederum zwei Fälle denkbar:

1. An allen weiblichen Pflanzen entwickeln sich die Eizellen einzelner Oogonien ohne Befruchtung zu Parthenosporen, während diejenigen anderer Oogonien befruchtet werden und Zygoten liefern.

2. Die sporenliefernden Pflanzen der Population verhalten sich verschieden, indem die einen ausschließlich sich parthenogenetisch entwickelnde, die anderen ausschließlich befruchtungsbedürftige Oogonien erzeugen.

Die eben mitgeteilten Messungsresultate, sowie die sich daran knüpfenden Vermutungen waren Anlaß dafür, daß ich alle nachfolgenden Versuche zur Feststellung der Befruchtung und Parthenogenesis an den weiblichen Pflanzen des Budapester Materiales nicht an Kulturen mit kleinen Populationen, sondern an sorgfältig isolierten Einzelpflanzen vornahm. Solche Individualkulturen wurden erhalten durch Einzelaussaat von ca. 100 der im Sommer 1913 an den Budapester Pflanzen vorgefundenen reifen Sporen, sowie durch vegetative Vermehrung männlicher und weiblicher Pflanzen jener Sendung vermittelst einzeln gepflanzter Stecklinge. Beide Versuchsreihen haben in der Folge zu völlig übereinstimmenden Resultaten geführt.

Die auf dem offenbar heterogenen Charakter des Budapester Sporenmateriales basierenden Vermutungen haben in Kombination mit der von den früheren Autoren angenommenen generativen

Parthenogenesis für die experimentelle Feststellung der Befruchtungs- und Keimungsverhältnisse zu folgender Fragestellung Anlaß gegeben.

1. Für die Untersuchung der Population des Teiches nächst der Gubacser Pußta bei Budapest mit männlichen und weiblichen Pflanzen:

Sind die isoliert gezogenen weiblichen Pflanzen dieses Standortes zur parthenogenetischen Entwicklung einzelner, der Mehrzahl oder aller Eizellen befähigt und wenn ja, gehen aus diesen Parthenosporen, wie aus denjenigen der Pflanzen anderer Standorte, ebenfalls ausschließlich weibliche Pflanzen hervor? Welcher Art sind die an diesen weiblichen Pflanzen zur Entwicklung kommenden Sporen, wenn bei gemeinschaftlicher Kultur mit männlichen Pflanzen die Möglichkeit zur Befruchtung ihrer Eizellen gegeben ist?

Findet eine normale Befruchtung und damit Zygosporenbildung statt und wenn ja, gehen aus ihren Zygoten bei der Keimung etwa zu gleichen Teilen männliche und weibliche Pflanzen hervor?

2. Für die Untersuchung der Pflanzen von Standorten ohne männliche Pflanzen (Material aus Schweden, Dänemark und Neapel):

Sind auch die Eizellen der habituell parthenogenetischen Pflanzen nördlicher Standorte unter günstigen Außenbedingungen noch befruchtungsfähig, und wenn ja, entstehen aus ihren Zygoten neben weiblichen ebenfalls wieder männliche Pflanzen? Ist eventuell die Befruchtungsfähigkeit der von Neapel stammenden Pflanzen größer als diejenige der aus dem Norden stammenden Pflanzen?

Die Versuche zur Beantwortung dieser Fragen sind sukzessive von Frühjahr bis Herbst 1915 ausgeführt worden. Es zeigte sich dabei bald, daß mit der Beantwortung der Fragen der ersten indirekt auch eine Lösung derjenigen der zweiten Gruppe gegeben war. Immerhin sind auch die für eine selbständige Lösung der Fragen der zweiten Gruppe notwendigen Versuche angestellt, d. h. habituell parthenogenetische Pflanzen von den Standorten in Schweden, Dänemark und Neapel zusammen mit männlichen Pflanzen aus Budapest gezogen worden. Durch Kontrolle wurde zu wiederholten Malen festgestellt, daß während der ganzen Fruktifikationszeit der weiblichen Pflanzen reichlich reife Antheridien und damit freiwerdende Spermatozoiden vorhanden waren, eine Befruchtung befruchtungsfähiger Eizellen also jederzeit möglich gewesen war.

## 3. Feststellung von Befruchtung und Parthenogenesis bei Ch. crinita des Budapester Standortes.

Isoliert herangezogene weibliche Pflanzen, die teils aus reifen Sporen des Standortes, teils durch vegetative Vermehrung der weiblichen Exemplare des Budapester Materiales erhalten worden waren, ergaben bei ihrer Prüfung auf Befähigung zu Parthenogenesis zu meiner Überraschung das folgende Ergebnis:

Fig. 18. Fertile Sprosse parthenogenetischer Pflanzen von *Chara crinita* mit schematisierter Darstellung der Oogonium- und Parthenosporenverteilung in den jüngsten Quirlen. *a) Chara crinita* aus Praestö, Dänemark, Sproß von Ableger No. 379, vom 1. Juli 1916. Die beiden jüngsten, durch makroskopisch wahrnehmbare Internodien getrennten Quirle führen noch in Entwicklung begriffene Oogonien, im dritten Quirl hat die Umwandlung der Eizellen in Parthenosporen begonnen, wobei die Sporenbildung nicht genau mit der Entstehungsfolge der Oogonien übereinstimmt. *b)* parthenogenetische *Chara crinita* aus dem Teich nächst der Gubacser Pußta, Ungarn. (Sproß von Ableger No. 403 vom 13. Mai 1916.) Nur der jüngste Quirl führt noch junge Oogoniumanlagen, im zweiten Quirl ist bereits die Umwandlung sämtlicher Eizellen in Parthenosporen eingetreten.

Ein Teil dieser Pflanzen bildete normal aussehende Oogonien, deren Eizellen sich ohne weiteres in Oosporen umwandelten. Unter gleichmäßig bleibenden günstigen Bedingungen erfolgte Sporenbildung fast durchweg in allen Oogonien dieser Pflanzen. Sie verhielten sich also völlig gleich wie die habituell parthenogenetischen Pflanzen anderer Standorte, sie lieferten ebenfalls Parthenosporen.

An anderen weiblichen Pflanzen desselben Materiales dagegen unterblieb bei Isolierung die Sporenbildung. Die gelblich-orangeroten Oogonien derselben erreichten eine bestimmte Größe. Die Ausbildung der dunklen Hartschale an der Oberfläche der Eizelle und damit deren Umwandlung zur Spore fand nicht statt.

Sie begannen nach einigen Wochen zu verblassen, wurden allmählig kreideweiß und fielen schließlich ab. Besonders wichtig erschien nun vor allem ein eingehenderes Studium der letzteren Pflanzen. Anhaltspunkte zur Deutung des besonderen Verhaltens ihrer Oogonien gaben eigene und fremde Beobachtungen an anderen Characeen.

Weiße Oogonien werden auch bei anderen Charen und Nitellen in Kultur wie an den natürlichen Standorten, je nach Standort und Jahreszeit, bald häufiger, bald seltener beobachtet. Ihr Vorkommen ist schon lange bekannt, ihre Bedeutung aber verschieden beurteilt worden. A. Braun (1856, S. 338) hat sie als Degenerationsstadien der Oogonien aufgefaßt und gibt an, daß sie besonders in vorgerückter Jahreszeit sehr häufig seien, ihre Entstehung auf mangelhafter Ausbildung der die Spore umgebenden, harten Schale beruhe und daß sie offenbar unbefruchtet geblieben seien. Overton (1890, S. 38) vertrat dagegen die Ansicht, daß das Weißwerden der Oogonien mit der Befruchtung nichts zu tun habe, sondern durch frühzeitiges Absterben der Hüllschläuche und das Ausbleiben ihrer Beteiligung an der Sporenwandbildung bedingt werde. Migula hat diese Frage (1897, S. 50) durch Kulturversuche an der diözischen *Nitella capitata* zugunsten der Braunschen Ansicht einwandfrei gelöst. An isoliert gehaltenen weiblichen Pflanzen der genannten Art unterblieb an allen Oogonien die Entwicklung der Hartschale vollständig. Die Eizellen füllten sich fast reicher mit Stärke als an normal befruchteten Oogonien. Diese wurden nach einiger Zeit weiß und fielen schließlich ab. Daß den membranlos gebliebenen und weiß gewordenen Oogonien jede Entwicklungsmöglichkeit abgeht, hat Migula zum Überfluß auch noch durch Aussaatversuche gezeigt, die programmgemäß resultatlos blieben.

Zu völlig gleichen Resultaten bin ich nun auch mit den genannten Pflanzen des Budapester Materiales von *Ch. crinita* gekommen. War damit die Unfähigkeit dieser Pflanzen zur parthenogenetischen Fortpflanzung unter der gegebenen Kombination von Außenfaktoren festgestellt, so galt es jetzt, die Befruchtungsfähigkeit ihrer Oogonien zu prüfen.

Ein erster Befruchtungsversuch wurde am 24. April 1915 ausgeführt. In zwei Kulturgläser mit je einer isoliert gezogenen, nicht parthenogenetischen weiblichen Pflanze mit zahlreichen fertilen Sprossen, deren unterste Quirle bereits weiß schimmernde, also abgestorbene Oogonien führten, wurden einige fertile Sprosse einer männlichen Pflanze hinzugefügt. Reife Antheridien, die bald nach dem Einsetzen der Sprosse in die weibliche Kultur sich öffneten, waren vorhanden. Am dritten, ebenso am vierten Tage nach Herstellung der Befruchtungsmöglichkeit war noch keine von bloßem

Auge sichtbare Veränderung der Oogonien eingetreten. Am fünften Tage waren einzelne dunkelgefärbte Sporen vorhanden. An den folgenden Tagen nahm deren Anzahl rasch zu, wobei an den einzelnen Sprossen ein regelmäßiges Vorrücken der Sporenbildung von den Quirlen mit den ältesten noch entwicklungsfähigen Oogonien gegen die jüngeren Quirle der Sproßspitze sehr schön festgestellt werden konnte.

Fig. 19. Befruchtungsversuche mit *Chara crinita* ♀ von Budapest (Klon 132, Ableger vom 26. Mai 1916, Aufstellung Ostseite des Warmhauses). *a*) Fertiler Sproß eines isoliert gezogenen Ablegers mit ausschließlich degenerierten und überreifen Oogonien in den unteren Wirteln und jungen Oogonium-Anlagen in den jüngeren Quirlen. *b*) Fertiler Sproß eines isoliert gezogenen Ablegers, zu welchem für die Zeit vom 18. August 10 h a. m. bis 21. August 8 h a. m. fünf männliche Sprosse mit reifen Antheridien zugesetzt worden waren. Am 23. und 24. August waren an der Kultur noch keine Veränderungen sichtbar, am 25. August 10 h a. m. dagegen waren an allen weiblichen Sprossen Sporen ungefähr in der an Sproß *b* eingezeichneten Zahl und Verteilung vorhanden. *c*) Fertiler Sproß eines Ablegers desselben Klons, der mit einer männlichen Pflanze in demselben Kulturgefäß gewachsen ist. Fast sämtliche Oogonien haben Sporen gebildet.

Der Versuch ist im Verlaufe des Sommers 1915 und wiederum 1916 mit Nachkommen derselben wie mit anderen befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen vielfach wiederholt worden. Es ergab sich dabei, daß an den befruchtungsbedürftigen Pflanzen die Oogonien, je nach den Kulturbedingungen 2—5 Wochen im befruchtungsfähigen Zustande erhalten bleiben und bei nachträglichem Eintreten der Befruchtungsmöglichkeit rasch und gleichmäßig mehrere Quirle zugleich Sporen ansetzen können. In der Regel sind fünf bis sieben Tage nach dem Eintragen der männlichen Sprosse die ersten Eizellen empfängnisfähiger Oogonien in dickwandige, dunkle Sporen umgewandelt und die Sporenbildung schreitet in solchen Kulturen so lange fort wie reife Antheridien vorhanden sind. Setzt die Entleerung reifer Antheridien aus oder werden die männlichen Sprosse wieder aus der Kultur entfernt, so findet an den heranwachsenden Wirteln der weiblichen Pflanze wieder Degeneration der Oogonien unter Verblassung und Weißwerden statt. In Figur 19 ist das Ergebnis zweier Befruchtungsversuche schematisiert dargestellt, die Figuren von Tafel 1 geben Sprosse aus solchen Versuchsreihen naturgetreu wieder.

Zur Ermöglichung der Befruchtung genügte es auch schon, daß je eine männliche und eine weibliche, in weiter Glasröhre kultivierte Pflanze in einem größeren, wassergefüllten Kulturgefäß zusammengestellt wurden. Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß auch ein mit großer Pipette sorgfältig ausgeführter vollständiger oder auch nur teilweiser Ersatz der Kulturflüssigkeit einer weiblichen Kultur durch die Kulturflüssigkeit einer männlichen Kultur mit reifen Antheridien der ersteren eine genügend große Anzahl funktionsfähiger Spermatozoiden zuführt, um die Befruchtung der gerade befruchtungsfähigen Oogonien zu ermöglichen.

Mit diesen Versuchen war für die nichtparthenogenetischen Exemplare der weiblichen *Ch. crinita* aus Budapest gezeigt, daß die Bildung der dunklen Hartschale der Spore und damit die Ausbildung des sog. Kerns des Oogoniums (d. h. der nach Auflösung der Hüllschläuche übrig bleibenden dickwandigen Spore) erst nach erfolgter Befruchtung[1]) eintritt und ohne diese ausbleibt. Die

[1]) Abgesehen von dem beabsichtigten Nachweis der Befruchtung der *Ch. crinita* ist die letztere Methode vor allem auch deshalb wichtig, weil sie zeigt, daß die diözischen Characeen die bisher so kleine Anzahl niederer Pflanzen vermehren, bei welchen, ähnlich wie bei so zahlreichen tierischen Objekten, durch Zusammenbringen ursprünglich getrennt gehaltener männlicher und weiblicher Geschlechtsprodukte die Vornahme künstlicher Befruchtung möglich ist. Es gibt diese Methode nicht nur das

Bildung der dicken und dunkel gefärbten Sporenwand wird, da sie, wie unser Versuch zeigt, jedenfalls unmittelbar nach der Befruchtung eingeleitet wird und sehr rasch fortschreitet, gewissermaßen zu einem von bloßem Auge wahrnehmbaren Erkennungszeichen für die stattgefundene Befruchtung.

Um in der Annahme solcher Beziehungen zwischen Membranbildung und Befruchtung völlig sicher zu gehen, habe ich ähnliche Versuche auch mit anderen diözischen Characeen[2]) angestellt, und für *Nitella syncarpa* und *Chara ceratophylla* schon 1915, für *Ch. galioides* 1916 völlig entsprechende Resultate erhalten.

Auch von diesen Arten wurden weibliche Pflanzen, jede in besonderem Kulturgefäß, völlig isoliert gezogen und erst nachdem ein Teil der ältesten Oogonien die kreidige Degeneration der Eizellen zeigte und abfiel, männliche Pflanzen hinzugesetzt. Nach acht Tagen waren bei *N. syncarpa* die ersten, von bloßem Auge glänzend schwarz erscheinenden Sporen vorhanden, während in den zwischen robusten Blättchen sitzenden und verhältnismäßig kleinen Oogonien von *Chara ceratophylla* die ebenfalls lange unscheinbar bleibenden Kerne sich erst am zehnten Tage erkennen ließen.

Es ist also offenbar bei den einzelnen Characeen die Zeitdauer vom Eintritt der Befruchtung bis zur vollzogenen Ausbildung einer deutlich sichtbaren Sporenmembran verschieden.

Mittel zur Ausführung von einwandfreien Bastardierungsversuchen, sondern wird sich auch für das cytologische Studium der Befruchtungsvorgänge als besonders wichtig erweisen. Sie macht es möglich, in einfachster Weise völlig lückenlose Serien von Befruchtungsstadien zu gewinnen. Wird einer Kultur weiblicher Pflanzen mit befruchtungsfähigen Oogonien zu einer bestimmten Zeit spermatozoidenhaltiges Wasser zugesetzt oder werden einige männliche Sprosse mit reifen Antheridien in die Kultur hineingehängt, so werden nach der Entstehung der ersten schwarzen Sporen in dem diese Sporen aufweisenden Blattquirl und in den nächst jüngeren Quirlen alle nur wünschbaren Stadien der Befruchtung und der Oogoniumbildung zu finden sein.

[2]) Über die Verbreitung von Monözie und Diözie bei den Characeen hat schon A. Braun (1856, S. 339) trefflich orientiert. Die Zahl der europäischen Charaarten beträgt unter Anrechnung einiger ausgezeichneter Varietäten oder Subspezies als Arten insgesamt 53, unter welchen sich 11 diözische befinden. Die Gesamtzahl der Arten verteilt sich nach Braun folgendermaßen auf die vier von ihm selbst unterschiedenen Gattungen und Untergattungen:

Monözisch sind: *Nitella* 12, *Tolypella* 4, *Lamprothamnus* 5, *Chara* 21 Arten=42 Arten
Diözisch sind: „ 3, „ 0, „ 0, „ 8 „ =11 „

In der Characeenflora Australiens sind nach Braun umgekehrt die diözischen Arten überwiegend. Unter 33 damals bekannten Arten sind 16 diözische und 13 monözische, während bei den vier übrigen Arten die Verteilung der Geschlechter noch zweifelhaft war.

Von den europäischen Characeen sind diözisch: *Nitella syncarpa*, capitata* und *opaca*, Chara stelligera*, crinita*, ceratophylla*, aspera*, galioides*, connivens* und *fragifera,* von denen ich die mit * bezeichneten in Kultur besitze und bereits zu verschiedenen Befruchtungs- und Kreuzungsversuchen mit anderen diözischen und monözischen Arten verwendet habe.

Diese Kontrollversuche mit anderen diözischen Arten haben also, sofern überhaupt noch ein Zweifel berechtigt gewesen wäre, völlig sicher gestellt, daß zur Sporenbildung eines Teils der weiblichen Pflanzen von Chara crinita aus dem Teiche nächst der Gubacser Pußta bei Budapest, wie bei anderen normalgeschlechtlichen Characeen, Befruchtung notwendig ist, sie bilden Zygosporen. Aus der von jenem Standort erhaltenen Materialprobe haben sich also dreierlei Individuen isolieren lassen: männliche, weibliche parthenogenetische und weibliche befruchtungsbedürftige Pflanzen.

### 4. Generative oder somatische Parthenogenesis?

Unter Berücksichtigung der bisherigen Vorstellungen über Wesen und Entstehung der Parthenogenesis von *Chara crinita* und der von mehreren Forschern ausgesprochenen Hypothese, daß bei anderen apogamen oder parthenogenetischen Pflanzen eine allmählich eingetretene Schwächung und schließlich völliger Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung von gleichzeitigem oder unmittelbar nachfolgendem Ersatz durch Parthenogenesis oder Apogamie begleitet gewesen sei, war zu prüfen, ob diese Annahme etwa auch für *Ch. crinita* Gültigkeit habe. Vor allem war denkbar, daß bei dieser Chara ähnliche Verhältnisse vorliegen könnten, wie sie von Overton (1904) für *Thalictrum purpurascens*, von Ostenfeld (1910) für einige *Hieracium*-Arten festgestellt worden sind. Im Gegensatz zu anderen apogamen Pflanzen ist bei *Thalictrum* und *Hieracium* nur ein Teil der Blüten apogam, andere dagegen sind befruchtungsfähig. Handelt es sich bei diesen beiden monözischen Pflanzen um ein verschiedenes Verhalten einzelner Blüten desselben Stockes oder desselben Blütenstandes, so war für die diözische *Ch. crinita* zu prüfen, ob Übergänge zwischen den beiden Typen weiblicher Pflanzen vorhanden seien, also Individuen, an denen bei Isolierung nur ein Teil der Oogonien Parthenosporen bildet, und die bei Herstellung der Befruchtungsmöglichkeit nur aus einem Teil der Oogonien Zygosporen, aus einem anderen Parthenosporen erzeugen. Im ersteren Falle müßten also die befruchtungsbedürftigen Oogonien absterben und eine unregelmäßige Verteilung von Parthenosporen und kreidigen Oogonien in den aufeinanderfolgenden Wirteln der Sprosse zustande kommen, im zweiten Falle dagegen alle Oogonien sich zu Sporen entwickeln. Solche Individuen sind aber trotz sorgfältiger Prüfung nicht gefunden worden. Die einen weiblichen Pflanzen bilden ausschließlich Parthenosporen, die anderen nur bei Herstellung der Befruchtungsmöglichkeit Zygosporen. Die auf dem Ergebnis der kleinen, variationsstatistischen Voruntersuchung der Sporen

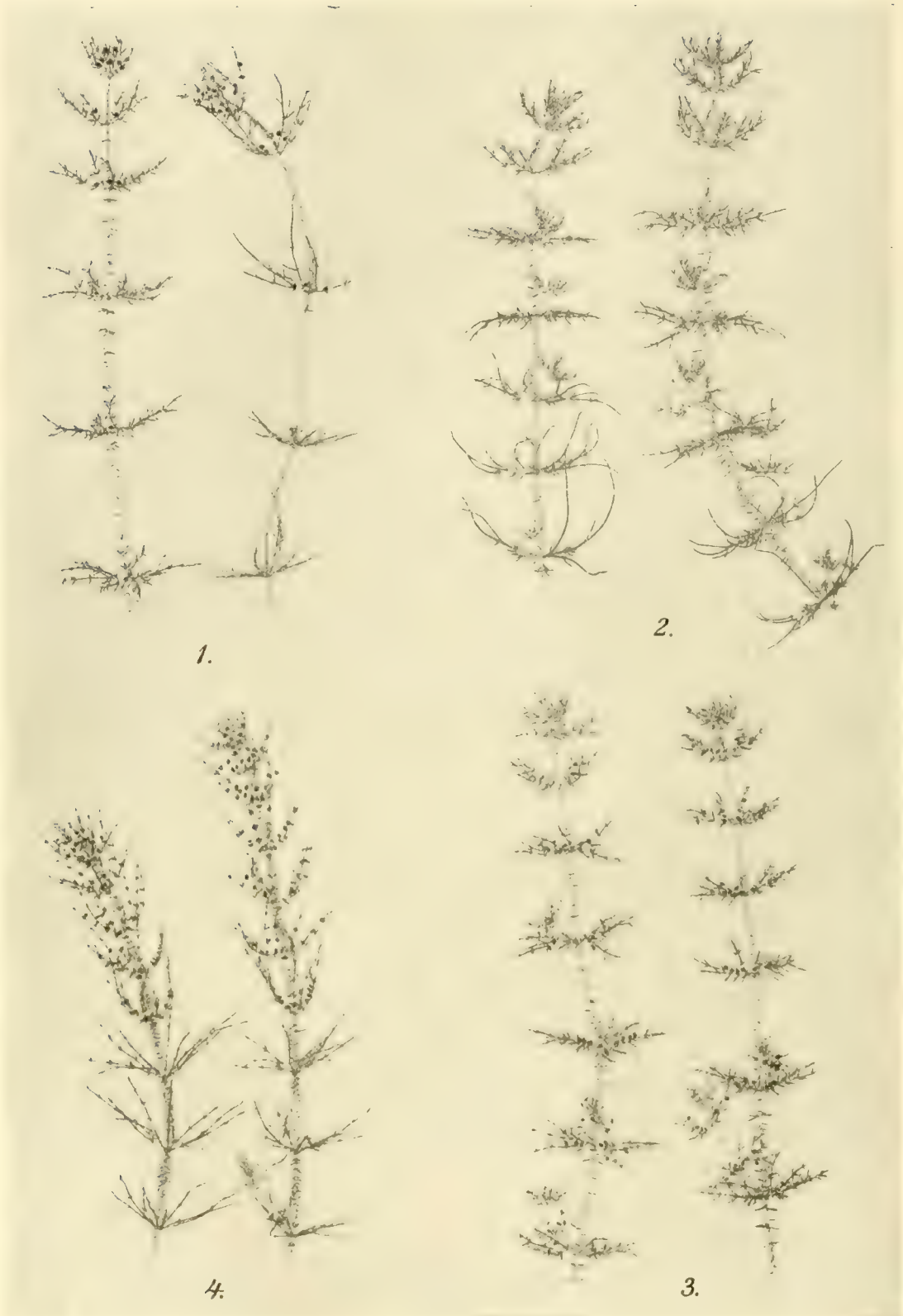



Fig. 20. Sprosse kultivierter Pflanzen der haploiden männlichen, der befruchtungsbedürftigen weiblichen, sowie der diploiden „parthenogenetischen" *Chara crinita Wallr.* aus dem Teiche nächst der Gubacser Pußta bei Budapest. *1*) Zwei Sprosse einer männlichen Pflanze mit Antheridien in den jüngsten Blattquirlen, *2*) Sprosse einer befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanze (Oogonien unbefruchtet geblieben und auf hellem Grunde nicht sichtbar), *3*) Sprosse einer befruchtungsbedürftigen Pflanze mit Zygoten, *4*) Zwei Sprosse der diploiden „parthenogenetischen" weiblichen Pflanze, die untersten Quirle steril, die oberen mit Parthenosporen, Aufnahme lebender Sprosse in nat. Größe.

fußende Vermutung eines heterogenen Ursprungs des Budapester Sporenmaterials ist also durch den Ausfall der Kultur- und Befruchtungsversuche völlig bestätigt worden. Der damit verbundene Beweis aber, daß zwei in der Fortpflanzung voneinander streng verschiedene Formen weiblicher Individuen vorhanden sind, schien sich mit der Annahme generativer Parthenogenesis viel weniger in Einklang bringen zu lassen, als wenn beiderlei Sporen an jedem Individuum oder wenigstens an einzelnen Individuen gebildet würden. Einfacher dagegen schien die Erklärung der experimentell festgestellten Verschiedenheit der weiblichen Pflanzen unter Annahme somatischer Parthenogenesis und des Vorkommens diploider und haploider weiblicher Pflanzen, von denen die diploiden sich parthenogenetisch fortpflanzen, die haploiden dagegen einer Befruchtung ihrer Eizellen bedürfen.

Für diese in der früheren Literatur kaum ernsthaft in Erwägung gezogene Möglichkeit sprechen einige Beobachtungen an meinen Budapester Pflanzen.

Die Vergleichung der unter völlig übereinstimmenden Kulturbedingungen heranwachsenden parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen hat nämlich gezeigt, daß sie in Größe und Aussehen, vor allem in der Bestachelung ihrer Stengelinternodien, Unterschiede aufweisen, die schon habituell auffallen. Sie erinnern an die Unterschiede, die von Él. und Ém. Marchal (1909 und 1911) zwischen haploiden und diploiden Laubmoos-Gametophyten, neuerdings auch von Winkler (1916) zwischen *Solanum nigrum* und *lycopersicum* und den tetraploiden *S. nigrum* und *lycopersicum gigas* nachgewiesen worden sind. Eine genaue, mit Photographien und Zeichnungen belegte Beschreibung dieser Unterschiede muß einer ausführlichen Arbeit vorbehalten bleiben. An dieser Stelle möge die Wiedergabe der in Fig. 20 vereinigten 4 photographischen Aufnahmen genügen.

Auch gewisse Unterschiede in der Form und im Verhalten der Oogonien parthenogenetischer und befruchtungsbedürftiger Pflanzen erinnerten an die Unterschiede zwischen apogamen und normal geschlechtlich gebliebenen Arten und Rassen in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches. Bei der befruchtungsbedürftigen Form von *Ch. crinita* erfährt das Oogonium, wie bei anderen amphimiktischen Charen, der Befruchtung vorausgehend, eine ganze Anzahl von Veränderungen, welche offenbar die Befruchtung erleichtern sollen. Sie bestehen, wie schon de Bary (1871, S. 235) gefunden hat, in der Hauptsache in einer Verlängerung der zwischen Eizelle und Krönchen liegenden Partie der spiraligen Hüllschläuche zur Bildung des sog. Oogoniumhalses.

De Bary hatte seine Studien über die Befruchtungsreife und den Befruchtungsvorgang an verhältnismäßig ungünstigen Objekten, den ausschließlich monözischen Arten *Ch. foetida* und *contraria* angestellt. Bei diesen und natürlich bei allen anderen monözischen Arten ist eine deutliche Halsbildung nur an denjenigen Oogonien zu beobachten, welche gleichzeitig mit den ersten Antheridien derselben Kultur reifen. Eine Verspätung der Befruchtung hat eine deutlichere Entwicklung des Halses zur Folge. Die meisten

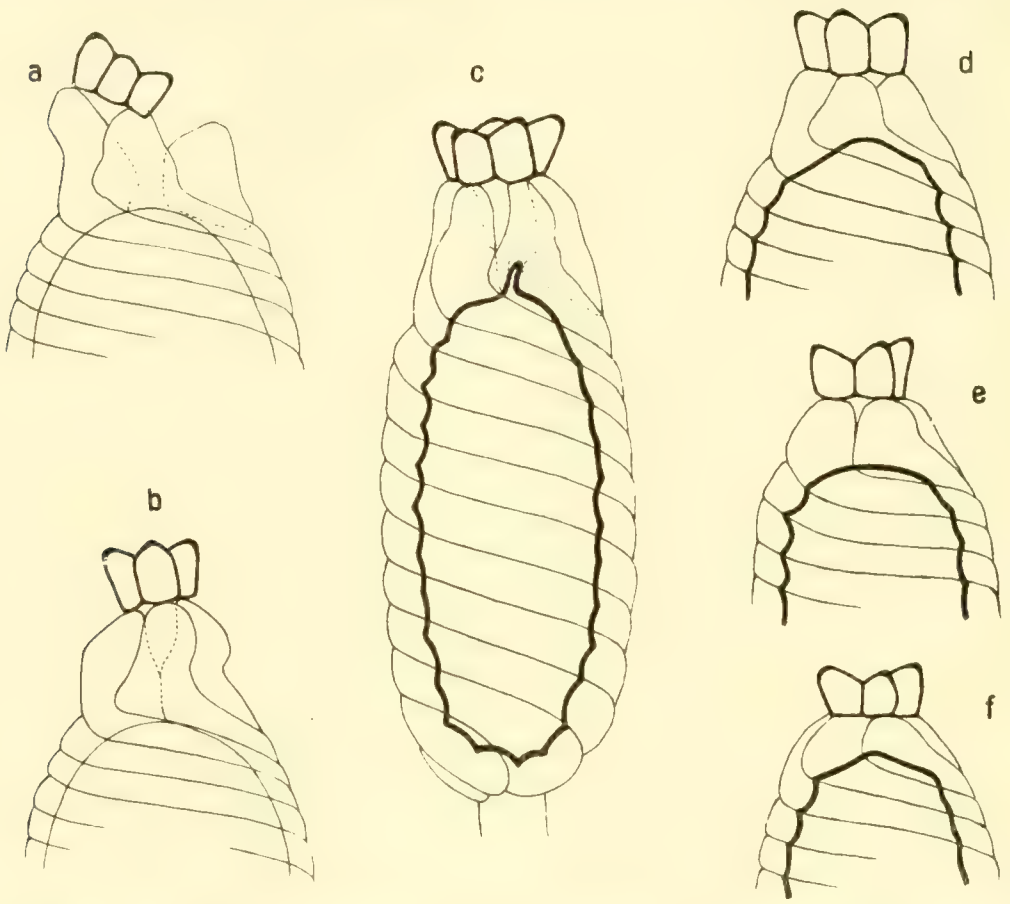



Fig. 21. Verschiedene Ausbildung des Oogoniumhalses an unbefruchtet gebliebenen sowie auf verschiedenen Stadien der Empfängnisfähigkeit befruchteten Oogonien der befruchtungsbedürftigen Form der *Chara crinita* von Budapest. *a* und *b* Scheitelpartie unbefruchtet gebliebener, degenerierter Oogonien. Hüllschläuche unter dem Krönchen stark verlängert, keulig angeschwollen und zum Teil aus dem früheren Verbande unter sich und mit dem Krönchen gelöst. *c* befruchtetes Oogonium mit langer, große Spalten aufweisender Halspartie. *d* und *e* während der Entwicklung der Halspartie befruchtete Oogonien. *f* befruchtetes Oogonium mit noch nicht gestreckter Halspartie. Vergr. 87/1.

Alle Oogonien dieser Figur entstammen dem in Fig. 19 b dargestellten Sprosse; *a* und *b* gehörten den unteren Quirlen an, die keine befruchtungsfähigen Oogonien mehr enthielten, *c* ist eines der (im vierten Quirle von unten enthaltenen) wohl am Ende ihrer Befruchtungsfähigkeit befruchteten Oogonien. *d* und *e* sind Oogonien aus dem mittleren der drei sporentragenden Quirle und f entstammt dem jüngsten derselben, in welchem die Befruchtung offenbar unmittelbar nach Erreichung der Befruchtungsfähigkeit erfolgt ist.

der später an solchen monözischen Pflanzen entstehenden Oogonien entwickeln keinen deutlichen Hals mehr. Ihre Befruchtung erfolgt schon in den allerersten Stadien der Befruchtungsfähigkeit durch Spermatozoiden aus Antheridien älterer oder jüngerer Wirtel desselben Sprosses und anderer Sprosse. Eine nachträgliche Halsbildung unterbleibt.

Häufiger als bei monözischen Arten findet man typische Halsbildung an Oogonien diözischer Arten, da bei diesen bei ungleicher Häufigkeit männlicher und weiblicher Pflanzen die Befruchtung vieler Oogonien erst verspätet stattfindet. Am einfachsten gestaltet sich ihr Studium an Individualkulturen weiblicher Pflanzen diözischer Arten.

Auch an den reifenden Oogonien isolierter Pflanzen der befruchtungsbedürftigen *Ch. crinita* weichen die Hüllschläuche unterhalb des Krönchens zunächst unter Bildung von mehr oder weniger breiten Spalten auseinander. Bleibt die Befruchtung noch längere Zeit aus, so findet eine bedeutende Verlängerung des Oogoniumhalses statt. Die Hüllschläuche treten weiter auseinander, nehmen vielfach unregelmäßige Formen an und lassen zwischen sich und dem Krönchen längere und breitere Spalten als gewöhnlich frei. An unbefruchtet gebliebenen und abgestorbenen Oogonien ist der Halsteil oft ein Drittel bis halb so lang wie der die Eizelle enthaltende Hauptteil des Oogoniums, die Schläuche selbst sind sehr unregelmäßig gestaltet, an den Enden stark angeschwollen und das Krönchen (vgl. Fig. 21 a und b) ganz oder teilweise abgesprengt. Wird die befruchtungsbedürftige *Ch. crinita* zusammen mit männlichen Pflanzen gezogen, so bleiben alle diese Veränderungen, ähnlich wie bei den monözischen Arten, aus, sofern Entwicklung und Reife der beiderlei Organe gleichzeitig stattfinden und die Befruchtung der Oogonien schon in den allerersten Stadien ihrer Befruchtungsfähigkeit möglich wird.

Bei der parthenogenetischen Form von Budapest wie bei den habituell parthenogenetischen Pflanzen anderer Standorte fallen, ungeachtet des Ausbleibens einer Befruchtung, solche Gestaltsänderungen des Oogoniums ebenfalls weg. Die Streckung des Oogoniumhalses findet nicht statt, der Verband der Hüllschläuche untereinander und mit dem Krönchen bleibt intakt oder es bilden sich zwischen denselben nur schmale und wenig auffallende Spalten aus. Im allgemeinen aber wandelt sich das eizellenhaltige Oogonium allmählig, ohne Veränderung seiner Größe und Gestalt, in einen Sporenbehälter um (Fig. 23).

Mit diesem verschiedenen Verhalten der befruchtungsfähigen und der sich parthenogenetisch entwickelnden Oogonien erinnert *Ch. crinita* auffallend an die von Strasburger untersuchten Vorgänge der Eibildung und -Entwicklung in den Archegonien von

*Marsilia* (1907 a, S. 166). Auch hier zeigt sich die mangelnde Befruchtungsbedürftigkeit und Befruchtungsfähigkeit der Eizellen schon dadurch an, daß die Archegonien geschlos-

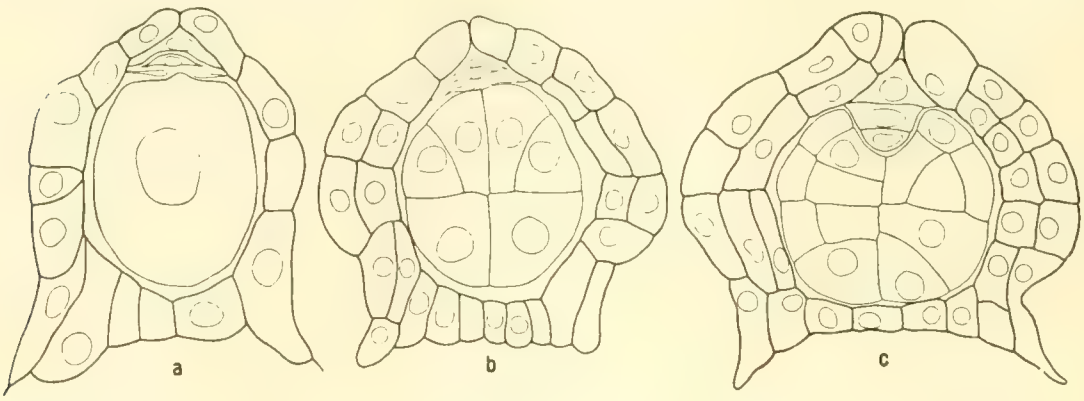



Fig. 22. Ovo-apogame Embryobildung in ungeöffneten Archegonien von *Marsilia Drummondii*. *a* reifes, aber noch geschlossenes Archegonium, über der großen Eizelle eine Hals- und eine Bauchkanalzelle, Scheidewand über dem Ei in der Mitte verquollen. *b* Archegonium ebenfalls mit geschlossenem Hals, im Bauchteil Keimanlage in etwa 12zelligem Zustande. *c* Archegonium mit älterer Keimanlage (ca. 32zellig), die Kanalzellen unverändert erhalten und in die Keimanlage vorgewölbt. Nach Strasburger (1907 a, Taf. III 18, IV 26, V 36).

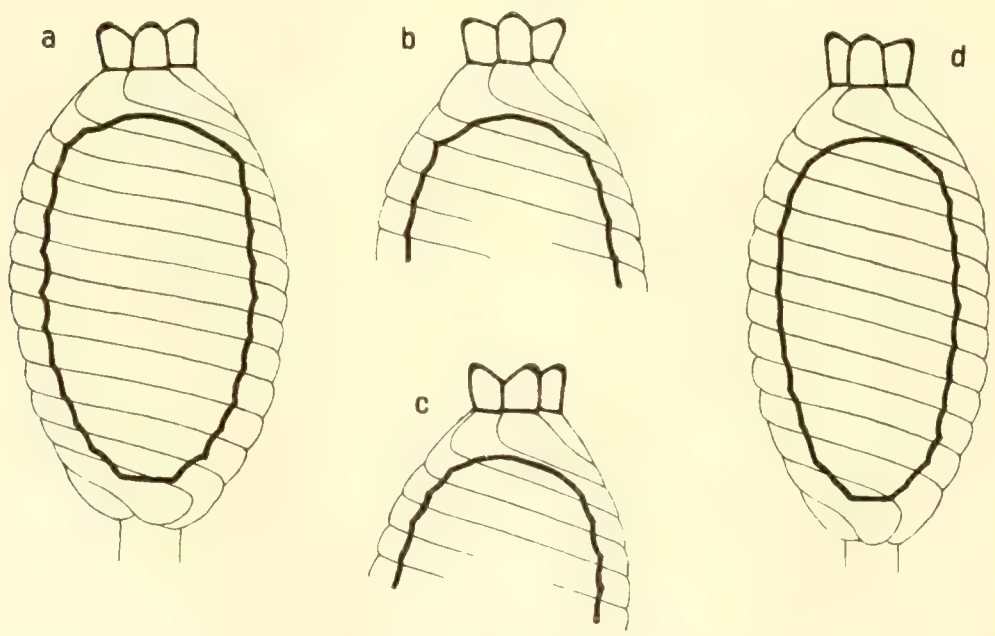



Fig. 23. Oogonien mit Parthenosporen an parthenogenetischen Pflanzen von *Ch. crinita* aus Budapest. Von den 4 dargestellten Oogonien entstammt *a* dem jüngsten, *b* dem zweitjüngsten usw. sporentragenden Quirle des in Fig. 18 b dargestellten Sprosses. Eine Streckung der Hüllschläuche unterhalb des Krönchens findet auf keinem Stadium der Oogonium- und Sporenentwicklung statt. Vergr. 87/1.

sen bleiben (vgl. Fig. 22), den Spermatozoiden der Zutritt zu der Eizelle also nicht ermöglicht wird. Während offenbar ein die reduzierte Chromosomenzahl führendes und befruchtungsbedürftiges Ei von

*Marsilia* die Kanalzellen des Archegoniumhalses zur Verquellung bringt, dadurch das Öffnen des Halses bewirkt, chemotaktisch die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden beeinflußt, fällt dies alles bei Archegonien mit diploiden Eiern weg. Infolge der diploiden Chromosomenzahl des Eikerns stellt sich, nach der Ansicht Strasburgers, bei der apogamen *Marsilia Drummondii* das Befruchtungsbedürfnis nicht ein, und damit fällt auch der Reiz weg, welcher sonst alle anderen die Befruchtung vorbereitenden Tätigkeiten und morphologischen Änderungen auslöst. Trotz der morphologischen Verschiedenheit der weiblichen Organe von *Ch. crinita* und *Marsilia* lassen die im Verhalten ihrer parthenogenetischen Formen vorhandenen Ähnlichkeiten auch die Möglichkeit derselben Ursache vermuten, also somatischer Parthenogenesis mit diploider Chromosomenzahl der Geschlechtsgeneration.

## 5. Die Chromosomenzahl der Kerne amphimiktischer und parthenogenetischer Pflanzen von Chara crinita.

Ein völlig sicherer Aufschluß über den haploiden oder diploiden Charakter der Parthenogenesis von *Chara crinita* war nur durch Feststellung der Chromosomenzahlen der beiden verschiedenen Formen zu gewinnen.

Über die Chromosomenzahlen von Characeen liegen bis jetzt erst wenige Angaben vor; ihre Bestimmung ist keine ganz einfache Sache.

Götz (1899, S. 9) bestimmte die Chromosomenzahl in Kernen von Oogonien, Antheridien und vegetativen Zellen von *Chara foetida* zu 16—18, während für dieselbe Art schon früher von Schottländer (1892, S. 290) mehr als 19 Chromosomen angegeben worden waren. Debski (1897, S. 240) gab die Chromosomenzahl in Zellen der Vegetationsspitze von *Ch. fragilis* nach den Resultaten von einigen zwanzig Zählungen „sowohl in der Asterplatte als in jeder der beiden Diasterplatten“ im Mittel zu 24 an und fügte hinzu, „die Zählung ist bei Polansichten hier nicht schwer, und ich bin sicher, daß die Zahl wirklich 24 beträgt“. Zum gleichen Ergebnis führten auch seine Zählungen an Kernteilungsbildern der spermatogenen Fäden in den Antheridien, die ganz ähnlich wie diejenigen der Vegetationsspitze gebildet sind. „Man kann sich auch leicht überzeugen, daß hier keine Reduktion auf die Hälfte stattfand; es sind sowohl in der Äquatorialplatte, wie im Diasterstadium (auch beim letzten Teilungsschritt vor der Bildung der Spermatozoiden) stets deutlich mehr als 20 Chromosomen zu sehen, was auf 24 Chromosomen wie in der Vegetationsspitze hinweist“.

Strasburger ist später (1908, S. 30) für dieselbe Charaart zu einer beträchtlich abweichenden Chromosomenzahl gelangt. Die Be-

stimmung derselben ist, wie er schreibt, nicht leicht. „Die Chromosomen von *Chara fragilis* sind verhältnismäßig lang, verschiedentlich umgebogen, sie greifen vielfach in- und übereinander, werden nicht selten durch den Schnitt zerlegt, und das alles wirkt zusammen, um die Sicherheit der Zählung zu beeinträchtigen.“ Schließlich glaubte er für die Kernteilungen in allen Teilen der Pflanze 18 Chromosomen annehmen zu dürfen[1]), „zu dieser Zahl gelangte ich freilich erst nach ganz bedeutender Häufung der Einzelbeobachtungen.

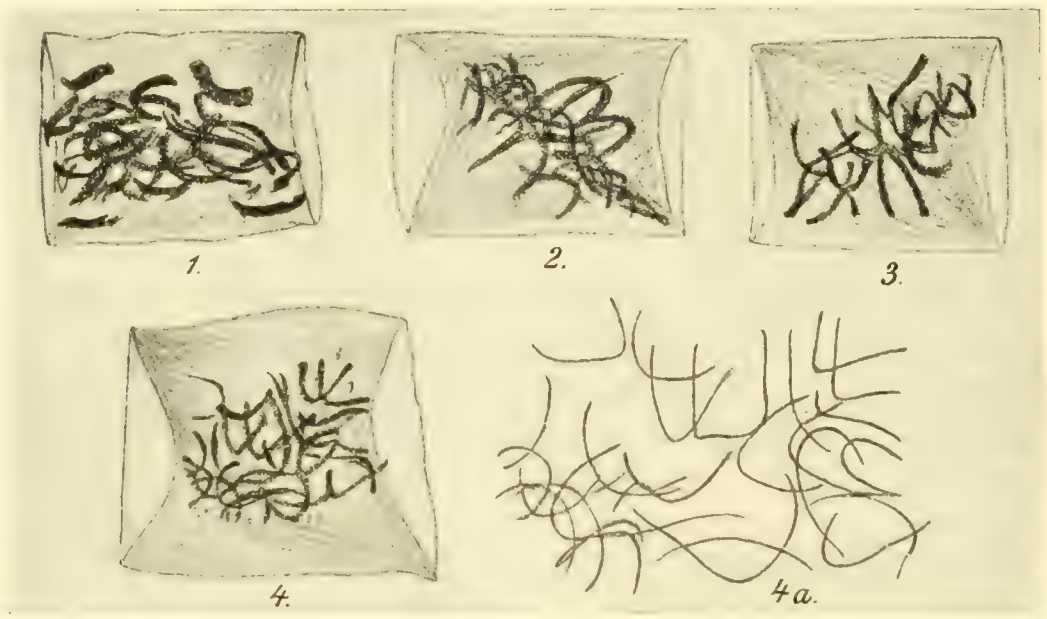



Fig. 24. Kernteilungsstadien in spermatogenen Fäden von *Chara fragilis*. *1* Anfänge der Asterbildung in Schrägansicht, *2* und *3* Seitenansichten des Asters. *4* Chromosomen in der Äquatorialebene, *4a* Schematische Darstellung der Lagerung der Chromosomen in der in *4* dargestellten Zelle. Nach Debski (1897, Taf. X, Fig. 38, 40, 41, 43 und 43a).

[1]) Der Unterschied im Ergebnis der Untersuchungen von Debski und Strasburger an *Chara fragilis* ist schwer erklärlich. Bei der großen Kompetenz Strasburgers in allen Kernteilungsfragen und dem auch von Strasburger anerkannten Geschick Debskis für Kernteilungsstudien ist schwer an Beobachtungsfehler eines der beiden Forscher zu glauben. Vielleicht liegt die schon von Strasburger ins Auge gefaßte Möglichkeit vor, daß beide als „*Chara fragilis*“ verschiedene Charaarten untersuchten, wobei allerdings zu erwähnen ist, daß das Strasburgersche Material von Migula ausdrücklich als *Ch. fragilis* bestimmt worden ist. Es könnte auch, wie Tischler (1915, S. 172) meint, die Ursache darin zu suchen sein, daß bei *Chara fragilis* Rassenbildung auf der Basis verschiedener Chromosomenzahl vorliegt. Derselben Ansicht ist neuerdings auch Oehlkers (1916, S. 225), der auf Grund eigener Untersuchungen die Chromosomenzahl von *Chara fragilis* wieder zu 24, diejenige von *Ch. foetida* zu 16 und von *Nitella syncarpa* zu 12 angibt. Ich hoffe bei der Ausdehnung einer aus nachher noch zu erwähnenden Gründen notwendigen Untersuchung über die Chromosomenzahlen der Characeen auf diese offene Frage zurückkommen zu können.

Diese waren notwendig, weil die Zählung sich nur sehr schwer ausführen ließ und daher sehr schwankende Resultate ergab".

Ein ähnliches Resultat hatten auch seine Untersuchungen an *Ch. crinita*. Die in den parthenogenetischen Pflanzen aus Kiel aufgefundenen Kernteilungsbilder entsprachen völlig denjenigen der *Ch. fragilis*. Die Zählung der Chromosomen war mit denselben Schwierigkeiten verknüpft, so daß er auch für *Ch. crinita* zu der Chromosomenzahl 18 wiederum erst durch Häufung der Beobachtungen gelangte.

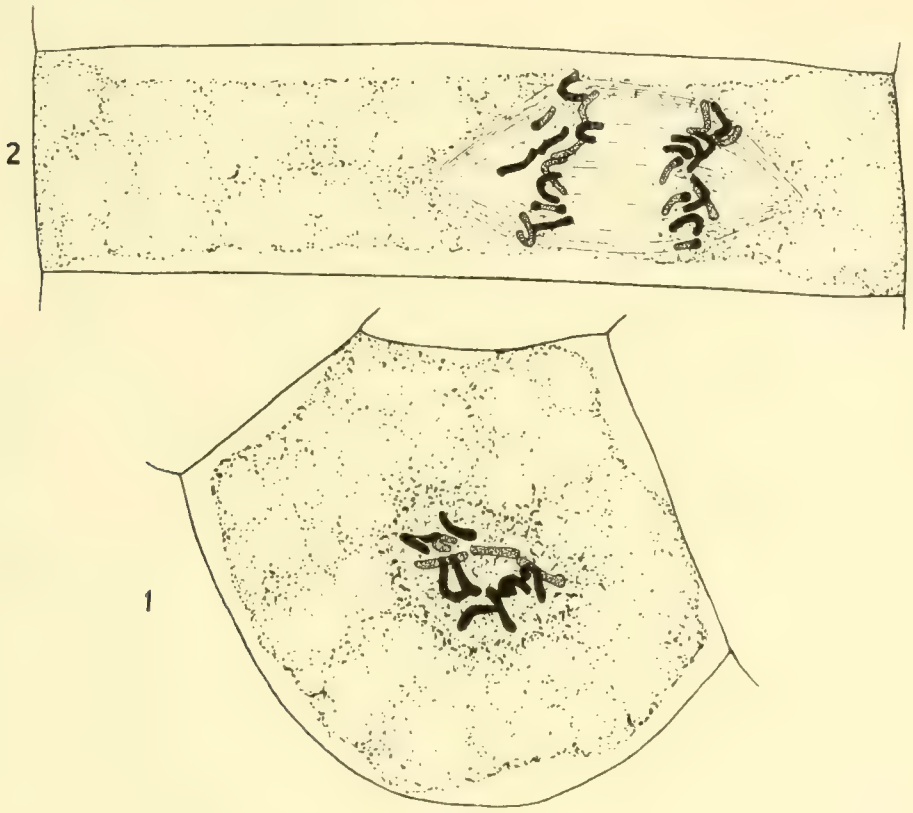



Fig. 25. Kernteilungen in vegetativen Zellen von *Chara galioides*. *1)* 12 Chromosomen während der Einordnung in die Äquatorialebene einer Blattknotenzelle, *2)* Rindenknotenzelle aus einem Längsschnitt; Diasterstadium der Teilungsfigur mit je 12 Chromosomen in den Astern. Vergr. 1600/1.

Nach meinen eigenen Untersuchungen, die ich im Sommer 1915 an Präparaten vorgenommen habe, welche der Präparator unseres Institutes von Vegetationsspitzen parthenogenetischer Pflanzen verschiedener Herkunft, von weiblichen befruchtungsbedürftigen Pflanzen und von männlichen Sprossen mit jungen Antheridien hergestellt hat, stimmen nun die parthenogenetischen weiblichen Pflanzen von Budapest im ganzen Habitus der Kernteilungsfiguren und in der Chromosomenzahl mit denjenigen nördlicher Standorte überein. Ein eingehendes Studium der Kernteilungen der verschiedenen Formen von *Ch. crinita* muß aus verschiedenen Gründen einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben. Einige wenige, aber von sorgfältig ge-

zeichneten Figuren belegte Angaben über die Chromosomenzahl der beiden Hauptformen mögen an dieser Stelle genügen. Die befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen (vgl. Fig. 35), ebenso die männlichen Pflanzen enthalten in den Kernteilungen der vegetativen Organe nach mehreren genauen Zählungen 12 recht kurze und gut unterscheidbare Chromosomen. Auch in den zahlreichen Kernteilungsfiguren spermatogener Fäden (vgl. Fig. 36, 2), deren Chro-

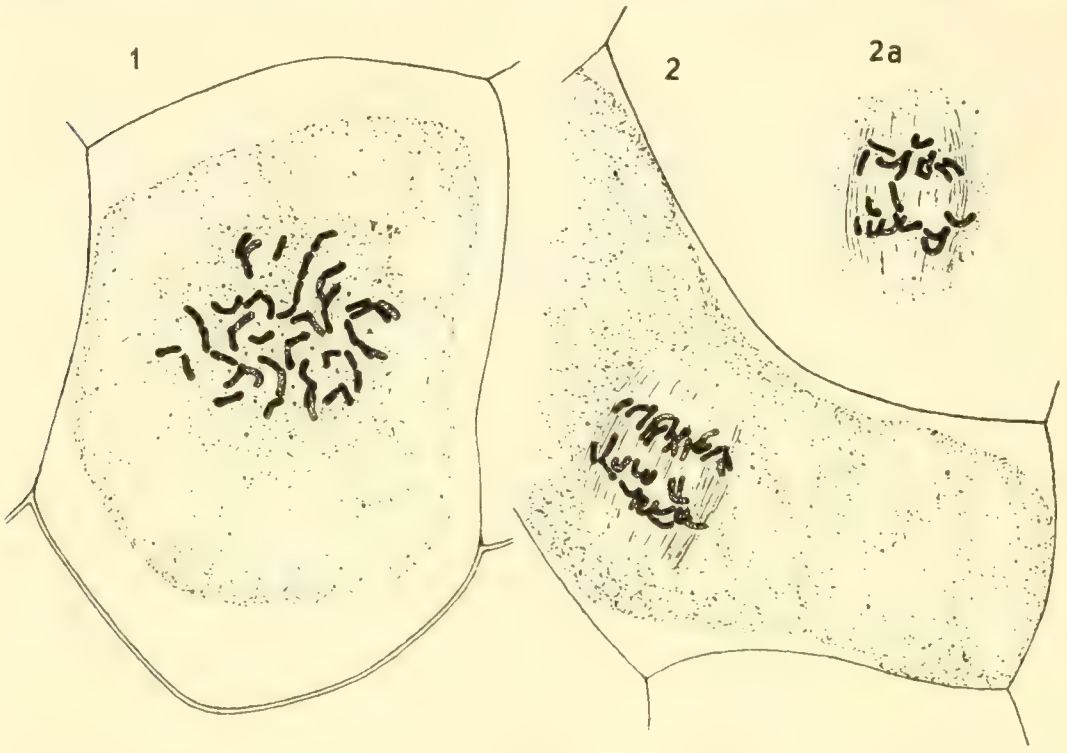



Fig. 26. Kernteilungen in vegetativen Zellen der parthenogenetischen *Ch. crinita*. *1* Diasterstadium mit 48 Tochterchromosomen vom Pol aus gesehen in einer Basalknotenzelle des Stipularkranzes von *Ch. crinita*, Material von Praestö, Dänemark. *2* und *2a* Segmentzelle eines jungen Antheridiums. Diasterstadium in Seitenansicht mit je ca. 24 Chromosomen in den Tochterastern. Material von Sölvesborg, Schweden, Vergr. 1600/1.

mosomen sehr häufig etwas länger sind, als diejenigen vegetativer Kerne und der Raumverhältnisse wegen auch enger beisammenliegen, sind ebenfalls häufig 12 Chromosomen gezählt worden. In Teilungen vegetativer Zellen parthenogenetischer Pflanzen sind bedeutend mehr Chromosomen enthalten. Ihre Kernspindeln sind breiter und die Chromosomenzahl ist nicht die von Strasburger angegebene Zahl 18, sondern 24 (vgl. Fig. 26). Die männlichen und die weiblichen befruchtungsbedürftigen Pflanzen sind als haploid, die parthenogenetischen dagegen als diploid zu bezeichnen.

Es liegt also, gewiß gegen alle Voraussicht, bei *Ch. crinita* nicht eigentliche Parthenogenesis, sondern Oo-Apogamie nach der Strasburgerschen Auffassung, nicht generative, sondern

somatische Parthenogenesis gemäß der Winklerschen Nomenklatur vor.

Noch stehen die Ergebnisse der Keimversuche mit den im Sommer 1915 experimentell erhaltenen Parthenosporen und Zygosporen aus. Es ist möglich, daß ein Teil der bei jenen Befruchtungsversuchen entstandenen und einzeln ausgesäten Sporen überhaupt nicht zur Keimung kommen wird. Seit Anstellung jener Versuche hat sich gezeigt, daß die Ernte eines größeren Teils dieser Sporen und ebenso deren Aussaat verfrüht vorgenommen worden ist. Auch die damals gewählte Zusammensetzung des Substrates, und ebenso die Konzentration der Lösungen stellen keinesfalls optimale Bedingungen für die Keimung dar. Es ist wahrscheinlich, daß die Keimfähigkeit der Sporen, vielleicht auch die Weiterentwicklung eventuell entstandener Keimlinge durch die ungünstigen Bedingungen gelitten hat. Die Versuche sind seit Frühjahr 1916 nochmals wiederholt worden. Die Resultate dieser Versuche allerdings lassen sich nach Feststellung einer diploiden parthenogenetischen und einer haploiden befruchtungsbedürftigen Rasse ziemlich genau voraussehen. Sie werden in den Hauptzügen wohl darin bestehen, daß

1. die Parthenosporen der diploiden Pflanzen des Gubacser Pußta-Teiches, wie diejenigen aller anderen Standorte mit ausschließlich diploiden Pflanzen, wiederum ausschließlich weibliche parthenogenetische Pflanzen liefern,

2. die Eizellen sämtlicher parthenogenetischer Pflanzen von *Ch. crinita* nicht mehr befruchtungsfähig sind und daher auch in Gegenwart von männlichen Pflanzen mit reifen Antheridien entstehende Sporen solcher Pflanzen unbefruchtet bleiben und als Parthenosporen immer wieder weibliche parthenogenetische Pflanzen liefern. Mit der Diploidie und Parthenogenesis ist also bei *Ch. crinita*, wie bei *Marsilia Drummondii* und den ooapogamen Angiospermen, ein Geschlechtsverlust verbunden, so daß, wie an anderer Stelle noch eingehend auszuführen sein wird, auch bei *Ch. crinita* wohl besser von Apogamie als von Parthenogenesis gesprochen wird,

3. die durch Amphimixis entstandenen Zygoten der haploiden befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen ausschließlich wieder haploide und zwar ungefähr zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Pflanzen bilden.

Mit der Bestätigung dieser Thesen durch entsprechende Ergebnisse der neuen Keimungsversuche sind natürlich die Untersuchungen an *Ch. crinita* noch nicht abgeschlossen, sondern vielmehr die Basis für eine ganze Anzahl neuer Fragestellungen nach verschiedenen Richtungen geschaffen.

Die unerwarteten Ergebnisse der Analyse des Budapester Materiales machen es notwendig, auch die Zusammensetzung der Populationen anderer Standorte von *Ch. crinita* mit männlichen Pflanzen zu untersuchen und die von verschiedenen Standorten isolierten haploiden und diploiden Pflanzen untereinander zu vergleichen. Wie bereits erwähnt wurde, habe ich inzwischen auch männliche und weibliche Pflanzen von *Ch. crinita* aus Sizilien erhalten. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß mir in nächster Zeit mindestens noch von einem der bis jetzt bekannten weiteren Standorte Untersuchungsmaterial zukommen wird. Sofern die Zeitverhältnisse es erlauben, hoffe ich, in den nächsten Jahren auch persönlich einige Standorte besuchen zu können, an denen vielleicht mit Erfolg auf weitere wichtige Funde gehofft werden kann. Wahrscheinlich wird die Ausdehnung der Untersuchung in dieser Richtung zur Feststellung führen, daß *Ch. crinita* an einzelnen Standorten ausschließlich mit haploiden männlichen und weiblichen Pflanzen vorkommt, an anderen dagegen, ähnlich wie im Gubacser Pußta-Teiche, haploide und diploide Pflanzen zusammen vorkommen. An weitaus der großen Mehrzahl der Standorte allerdings ist ausschließlich die diploide parthenogenetische Form vorhanden.

So reiht sich also nun der berühmteste und scheinbar völlig sicher stehende Fall habitueller generativer Parthenogenesis im Pflanzenreich nach den Kernverhältnissen den schon zahlreichen Beispielen der somatischen Parthenogenesis an, die bis jetzt ausschließlich bei Farnen und bei Angiospermen, hier aber besonders häufig gefunden worden sind. Diese Feststellung macht es wahrscheinlich, daß auch bei anderen niederen Pflanzen alle habituelle, vom Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung begleitete Parthenogenesis somatisch sein wird. Sie regt ferner dazu an, zu untersuchen, ob nicht, wie übrigens schon gelegentlich in der Literatur vermutet worden ist, auch von parthenogenetischen und apogamen Angiospermen und Farnen noch an vereinzelten Standorten neben oder an Stelle apogamer haploide und normal geschlechtliche Individuen vorkommen.

Die Hauptbedeutung der bereits erreichten und der noch zu erzielenden Untersuchungsergebnisse an *Ch. crinita*, über welche nach dem Abschluß der Keimversuche und der cytologischen Untersuchung eine eingehende Darstellung zu veröffentlichen sein wird, liegt aber meines Erachtens darin, daß sie zu einer gänzlich neuen Fragestellung für die Erforschung der Ursachen der natürlichen Parthenogenesis und Apogamie anregen.

## 6. Zusammenfassung und Thesen.

### Zusammenfassung:

Antheridium- und Spermatozoidenentwicklung spielen sich an den männlichen Pflanzen der *Chara crinita* aus dem Gubacser Pußta-Teich auch in der Kultur in völlig normaler Weise ab, so daß an kultivierten Pflanzen Befruchtungsversuche möglich sind.

Nach den Ergebnissen vorläufiger variationsstatistischer Untersuchungen ist das Sporenmaterial von Budapest weniger einheitlicher Natur als dasjenige von Standorten mit ausschließlich parthenogenetischen Pflanzen in Schweden und Dänemark. Als Ursache der stärkeren Variabilität der Sporenlängen kam eine innere Verschiedenheit der kleineren und größeren Sporen in Frage, die ihrerseits mit dem Vorkommen der männlichen Pflanzen resp. dem Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung der Eizelle in Beziehung zu stehen schien. Durch Individualkultur weiblicher Pflanzen des Budapester Materiales gelang es nachzuweisen, daß in dem Gubacser Pußta-Teich neben männlichen Pflanzen zwei Formen weiblicher Pflanzen, solche mit parthenogenetischer Sporenbildung und solche mit befruchtungsbedürftigen Oogonien vorkommen.

An isolierten weiblichen Pflanzen mit befruchtungsbedürftigen Oogonien unterbleibt die Entwicklung der Hartschale aller Oogonien vollständig, die Oogonien werden nach einiger Zeit weiß und fallen schließlich ab. Werden solche weibliche Pflanzen zusammen mit männlichen kultiviert, werden Kulturen mit weiblichen Pflanzen männliche Sprosse mit reifen Antheridien zugesetzt oder wird spermatozoidenhaltiges Wasser zu solchen Kulturen hinzugefügt, so wandeln sich die befruchtungsfähigen Eizellen in Sporen um.

Die Sporenbildung (Entstehung des Oogonium-„Kerns“) tritt bei dieser befruchtungsbedürftigen weiblichen Form von *Chara crinita*, wie bei anderen befruchtungsbedürftigen diözischen Characeen, erst nach erfolgter Befruchtung ein. Bei *Ch. crinita* ist nach 5 bis 7 Tagen, bei *Nitella syncarpa* nach 8 Tagen und bei *Chara ceratophylla* erst nach 10 Tagen von bloßem Auge die Umwandlung der Eizellen in Sporen zu erkennen.

Übergangsformen zwischen befruchtungsbedürftigen und parthenogenetischen Formen, also Pflanzen, welche ohne Befruchtungsmöglichkeit nur in einem Teil der Oogonien Sporen zu bilden vermögen, waren in dem untersuchten Budapester Material nicht vorhanden.

Befruchtungsbedürftige und parthenogenetische Form der weiblichen Pflanzen von Budapest zeigen in ihren morphologischen Merkmalen Unterschiede, welche an diejenigen erinnern, die zwischen

haploiden und diploiden Laubmoos-Gametophyten und bei anderen Beispielen polyploider Gigas-Formen festgestellt worden sind.

Die Oogonien der befruchtungsbedürftigen Pflanzen erfahren beim Ausbleiben der Befruchtung alle diejenigen Veränderungen, welche auch bei anderen Characeen als Kennzeichen der Befruchtungsbedürftigkeit der Oogonien gefunden wurden und deren Bedeutung offenbar in der Erleichterung der Befruchtung besteht. Bei den parthenogenetischen Pflanzen des Budapester Standortes, wie auch derjenigen anderer Standorte, bleiben diese Änderungen völlig aus, die Eizelle wird vielmehr ohne Formänderung des Oogoniums allmählich in eine Spore umgewandelt. Die parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen *Chara crinita*-Pflanzen erinnern mit diesem verschiedenen Verhalten an die Unterschiede, die zwischen befruchtungsbedürftigen (haploiden) und somatisch-parthenogenetischen (diploiden) Marsilien existieren.

Die Chromosomenzahl der Kerne parthenogenetischer Pflanzen von *Chara crinita* vom Standorte bei Budapest, wie derjenigen von Standorten aus Schweden und Dänemark ist 24, die befruchtungsbedürftigen weiblichen und die männlichen Pflanzen enthalten in ihren Kernteilungen bedeutend weniger, wahrscheinlich nur halb so viele Chromosomen. In Kernteilungen vegetativer Organe sowie der Zellen spermatogener Fäden sind häufig 12 Chromosomen gezählt worden. Die männlichen und weiblichen befruchtungsbedürftigen Pflanzen können als haploid, die parthenogenetischen Pflanzen von *Ch. crinita* als diploid gelten. Es liegt also im Gegensatz zur bisherigen Auffassung bei *Ch. crinita* nicht eigentliche Parthenogenesis, sondern Ooapogamie nach der Strasburgerschen Auffassung, nicht generative, sondern somatische Parthenogenesis gemäß der Winklerschen Nomenklatur vor.

## Thesen:

1. Die durch Amphimixis entstandenen Zygoten der haploiden befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita* erzeugen wieder ausschließlich haploide und zwar ungefähr zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Pflanzen.

2. Aus den Parthenosporen der diploiden Pflanzen von Budapest gehen, wie aus denjenigen der Pflanzen aller Standorte mit ausschließlich diploiden Pflanzen, wiederum nur weibliche, Parthenosporen liefernde Pflanzen hervor.

3. Die Eizellen sämtlicher parthenogenetischer Pflanzen von *Ch. crinita* sind nicht mehr befruchtungsfähig. Mit Diploidie und Parthenogenesis ist bei *Chara crinita*, wie bei *Marsilia Drumondii* und bei den ovoapogamen Angiospermen, Geschlechtsverlust verbunden.

4. *Ch. crinita* ist an einzelnen Standorten ausschließlich mit haploiden, männlichen und weiblichen Pflanzen vertreten; an anderen kommen, ähnlich wie im Gubacser Pußta-Teiche, haploide und diploide Pflanzen zusammen vor, während an der großen Mehrzahl der Standorte, darunter wahrscheinlich allen in den nördlichen Ländern Europas, ausschließlich die diploide, ooapogame Form zu finden ist.

Viertes Kapitel.

## Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei Chara crinita.

Unter Annahme generativer Parthenogenesis hat man bis jetzt die Hauptursache der Parthenogenesis von *Ch. crinita* im Verschwinden der männlichen Pflanzen infolge Ungunst der äußeren Verhältnisse und den Übergang der „verwitweten" weiblichen Pflanzen zur fakultativen Parthenogenesis erblickt. Nunmehr wird es wahrscheinlich, daß an den meisten Standorten der *Ch. crinita* nicht nur die männlichen, sondern auch die befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen (haploiden) weiblichen Pflanzen fehlen und nur die offenbar von diesen abgeleiteten diploiden parthenogenetischen Pflanzen vorkommen. Die Auffindung einer leicht kultivierbaren haploiden Stammform gibt für *Ch. crinita* eine ungleich sicherere Basis für Untersuchungen über die Ursachen der Parthenogenesis ihrer diploiden Form als sie zur Zeit für irgendeine andere parthenogenetische oder apogame Pflanze vorhanden ist. Aus der Tatsache, daß an einem und demselben Standort, neben haploiden und typisch normalgeschlechtlichen Individuen auch typisch diploide und sich apogam fortpflanzende vorkommen, muß wohl geschlossen werden, daß Parthenogenesis und Diploidie jedenfalls genetisch in Zusammenhang stehen und wenigstens bei dieser Pflanze nicht durch allmähliche, sondern durch eine plötzliche Änderung entstanden sein müssen. Dadurch tritt die Möglichkeit der Auslösung einer solchen Änderung in den Bereich der experimentellen Forschung.

Verschiedenartige Versuche zu einer solchen Feststellung der Ursachen der Parthenogenesis von *Ch. crinita* und deren Auslösung an ihrer haploiden Form sowie bei anderen diözischen Characeen sind schon seit Sommer 1915 im Gang. Eine Subvention von seiten der Forschungsstiftung an der Universität Zürich macht es möglich, diese und andere Untersuchungen an Characeen auf breiter Basis und mit allen notwendigen Hilfsmitteln durchzuführen.

Der bisherige Verlauf dieser Untersuchungen berechtigt zur Hoffnung, in absehbarer Zeit nicht nur über künstliche Parthenogenesis bei *Ch. crinita* und anderen diözischen Characeen berichten, sondern auch die Ursachen der natürlichen Parthenogenesis aufklären zu können. Mit einem solchen Ergebnis würde die Frage nach den Ursachen der habituellen Parthenogenesis im Pflanzenreich überhaupt, also vor allem auch für die zahlreichen Fälle der Ooapogamie bei Angiospermen, in der Hauptsache als gelöst gelten können.

Die begonnenen Versuche finden unter Berücksichtigung und Anwendung aller Methoden und Vorsichtsmaßregeln der Parthenogenesisforschung und der exakten Erblichkeitslehre statt. Da die Verfolgung dieser Ziele die Lösung einer ganzen Anzahl zeitraubender Vorarbeiten und Teilprobleme, wie Feststellung günstiger Keimungsbedingungen, Abkürzung der Keimruhe der Zygo- und Parthenosporen usw. notwendig macht, werden völlig gesicherte Endergebnisse noch einige Jahre auf sich warten lassen.

Aus diesem Grunde sei es gestattet, neben den bereits erreichten Teilergebnissen auch in großen Linien das in Aussicht genommene Arbeitsprogramm zu skizzieren und die aus dessen vermutlichen Ergebnissen resultierenden allgemeinen Fragestellungen für das Gesamtproblem der Apomixis im Pflanzenreich zu entwickeln.

Als Momente, welche zur Entstehung der natürlichen Parthenogenesis von *Chara crinita* geführt haben könnten, kommen, wie mir scheint, vor allem Änderungen der Vorgänge der Befruchtung sowie der mit der Keimung verbundenen Reduktionsteilung in Frage. Demgemäß werden auch die Experimente zur künstlichen Erzeugung von Parthenogenesis oder Apogamie eine Beeinflussung der Eizellenbildung und -Entwicklung, sowie der Reduktionsteilung versuchen müssen. Von künstlicher Entwicklungserregung der Eizellen haploider weiblicher Pflanzen von *Chara crinita* und anderer diözischer Characeen ist Auslösung künstlicher generativer Parthenogenesis zu erwarten. Verdoppelung der Chromosomenzahl und damit Erzeugung diploider *Chara*-Rassen ist denkbar als Folge einer Beeinflussung des Keimungsvorganges normal entstandener Zygoten. Im Nachfolgenden sollen zunächst die Wege besprochen werden, die zu künstlicher generativer Parthenogenesis einerseits, zu di- oder polyploiden Rassen mit eventuell parthenogenetischer Fortpflanzung andererseits führen könnten. Gleichzeitig wird zu prüfen sein, ob mit der Erreichung dieser Ziele auch die mit der natürlichen Parthenogenesis von *Ch. crinita* verbundenen erblichen Eigenschaften der spontanen Weiterentwicklung der Eizellen zu Sporen, der Verlust der Befruchtungsfähigkeit dieser Eizellen und der Verlust der männlichen Organe erklärt sein werden.

## 1. Versuche über künstliche Entwicklungserregung der Eizellen haploider Pflanzen von Ch. crinita.

Versuche über künstliche Entwicklungserregung sind bis jetzt vor allem mit solchen Eizellen angestellt worden, denen durch die normale Befruchtung der Anstoß zu mehr oder weniger sofortiger Weiterentwicklung gegeben wird. Das ist der Fall bei der großen Mehrzahl der Beispiele künstlicher Parthenogenesis bei Tieren. Im Pflanzenreich ist ein solches Ergebnis, wie schon angeführt worden ist, bis jetzt erst durch Overton für *Fucus* erreicht worden, ist aber außerdem für andere Fucaceen wie *Cystosira* (vgl. Winkler 1901) und wohl auch für weitere oogame Braunalgen denkbar.

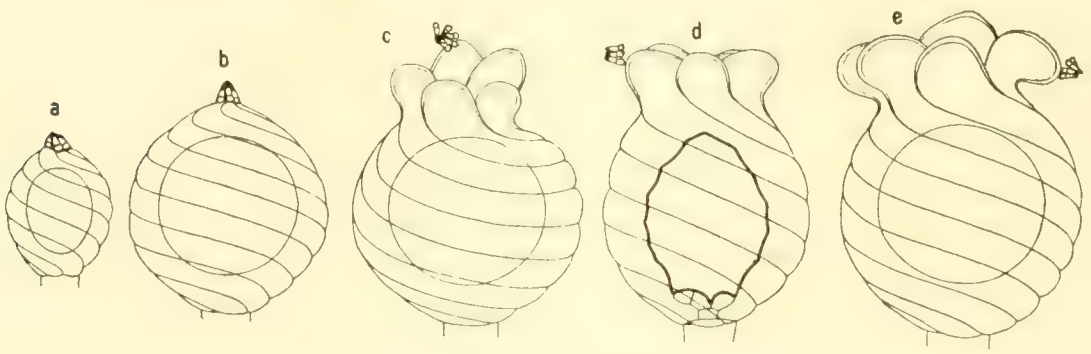



Fig. 27. Gestaltsveränderung befruchtungsreifer Oogonien von *Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing*. *a* und *b* jüngere Oogonien vor Beginn der Halsbildung, *c* befruchtungsfähiges Oogonium mit breit auseinandergetretenen und keulenförmig angeschwollenen Hüllschläuchen. *d* Oogonium mit Zygospore, *e* stark entwickeltes aber unbefruchtet gebliebenes Oogonium mit besonders starker Zurückwölbung der verbreiterten Enden der Hüllschläuche. Originalzeichnung 87/1, bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert.

Versuche über künstliche Entwicklungserregung bei *Chara* haben im Gegensatz zu obigen Fällen eine Weiterentwicklung der Eizellen zu Dauerzellen (Oosporen) als nächstes Ziel. Es ist zu erwarten, daß solche Parthenosporen, ähnlich den geschlechtlich erzeugten Zygosporen dieser Pflanzen, erst nach längerer oder kürzerer Ruheperiode neue Pflanzen liefern werden. Ein mit diesem Ziel einigermaßen vergleichbares Ergebnis ist bereits für *Spirogyra, Sporodinia* usw. durch die Versuche von Klebs erreicht worden. Bei *Spirogyra* z. B. handelt es sich aber im Unterschiede zu *Chara* nicht um parthenogenetische Weiterentwicklung einer spezifischen Eizelle, sondern aus dem Plasma gewöhnlicher vegetativer Zellen entstandener Gameten. Immerhin geben die Klebsschen Versuche über Parthenosporen-Bildung bei *Spirogyra* einen ersten Anhaltspunkt dafür, daß im Pflanzenreich künstliche Entwicklungserregung von Isogameten und Eizellen auch zur Bildung von Dauersporen führen kann, deren späterer Keimungsverlauf dann eigentlich erst mit einer typischen Parthenogenesis vergleichbar ist.

Versuchen über künstliche Entwicklungserregung von Eizellen einer Pflanze haben naturgemäß Feststellungen über Befruchtungsreife vorauszugehen.

Die Feststellung der Befruchtungsreife ihrer Oogonien ist bei den Characeen verhältnismäßig leicht und schon mit der Lupe vorzunehmen. Bei den Nitellen der Gruppe *Monarthrodactylae* ist dieses Stadium am auffallendsten und gekennzeichnet durch das Abwerfen des Krönchens und breites Auseinandertreten der kolbig erweiterten Enden der Hüllschläuche (Fig. 27), so daß ein breiter Zugang gegen den Scheitel der Eizelle geöffnet wird. Bei anderen *Nitella*- und auch bei der großen Mehrzahl der *Chara*-Arten bleibt das Krönchen erhalten, die Hüllschläuche weichen dagegen unterhalb des Krönchens mehr oder weniger weit auseinander. Da bei monözischen Arten vorderhand die Antheridiumbildung nicht auszuschalten ist, kommen für Versuche über künstliche Parthenogenesis nur diözische Arten in Betracht, an deren isolierten, weiblichen Pflanzen, wie schon S. 75 ausgeführt worden ist, die Vorbereitungen zur Herstellung der Befruchtungsfähigkeit und die nachträglichen Veränderungen beim Ausbleiben der Befruchtung besonders gut zu beobachten sind. Das gilt auch für die weibliche haploide *Ch. crinita* von Budapest. Kulturen isolierter weiblicher Pflanzen weisen einige Wochen, nachdem an ihren Sprossen die Bildung der Oogonien überhaupt eingesetzt hat, infolge der außerordentlichen Fruchtbarkeit dieser Art zunächst an den Blättern ihrer Hauptachsen, hernach an den zahlreichen nachträglich entstehenden Seitensprossen bald eine außerordentliche Zahl von Oogonien auf. Durch die starke Entwicklung der Halspartie, eine leichte Abnahme der hellorange bis scharlachroten Färbung der jüngeren Stadien sind die befruchtungsreifen Oogonien von bloßem Auge oder mit der Lupe leicht kenntlich. Sobald am untersten fertilen Quirl der Sprosse die kreidige Degeneration der Oogonien einsetzt, ist man sicher, in den nächst jüngeren Quirlen alle nur wünschbaren Übergangsstadien von fast erlöschender Befruchtungsreife bis zu eben hergestellter Befruchtungsmöglichkeit zu haben. Die Möglichkeit, entwicklungserregende Reize auf sehr verschiedene Altersstadien befruchtungsfähiger Oogonien einwirken zu lassen, dürfte für die Ausführung erfolgreicher Versuche über künstliche Parthenogenesis besonders wertvoll sein.

Erste Anhaltspunkte zur Methodik der künstlichen Entwicklungserregung der Eizellen von *Chara crinita* und anderen diözischen *Chara*-Arten sind in den eingangs erwähnten Arbeiten von Klebs (1896) und Overton (1913) enthalten, sowie in den ungemein reichen Erfahrungen und Methoden der Zoologen über künstliche Parthenogenesis tierischer Eier.

Für *Chara crinita* und andere in Salzlösungen gedeihende Charen sind Versuche mit solchen Methoden besonders naheliegend, welche in der Anwendung von hyper- und hypotonischen Lösungen bestehen. Schon meine ersten vorläufigen Versuche im Sommer 1915 haben in dieser Hinsicht zu einigen Resultaten geführt. Da sie mit verhältnismäßig kleinen Kulturen angestellt wurden, ist auch die Anzahl der im einzelnen Versuche erhaltenen Parthenosporen eine geringe. Auch die im Sommer 1916 vorgenommenen weiteren Versuche sind erst vorbereitender Natur gewesen. Immerhin haben sie ergeben, daß die Anwendung der hypo- und hypertonischen Lösungen im Vergleich zu anderen Methoden der zoologischen Technik, von denen insbesondere noch die Einwirkung von $CO_2$ und organischen Säuren ausprobiert wurden, vorläufig zu den günstigsten Resultaten führt. Das ist schließlich auch verständlich, denn diese Art der Beeinflussung entwicklungsfähiger Eizellen diözischer Charen dürfte auch in der Natur hie und da eine Rolle spielen. Rasch eintretende und dabei verhältnismäßig starke Konzentrationsänderungen sind ja an den natürlichen Standorten der Pflanzen sehr häufig, besonders in seichten Gewässern mit schwankendem Wasserstand und noch mehr an periodisch völlig austrocknenden Standorten (vgl. z. B. S. 56 die Angaben Filarszkys über den stark wechselnden Wasserstand des Teiches in der Gubacser Pußta bei Budapest).

Werden in der Natur oder im Experiment an normalgeschlechtlichen Pflanzen durch Entwicklungserregung haploidkerniger Eizellen Sporen ohne Befruchtung erzeugt, so werden dieselben ebenfalls einen haploiden Kern aufweisen. Sofern diese Parthenosporen keimungsfähig sind, liegt wirklich generative Parthenogenesis vor. Auf so entstandene Parthenosporen und die aus denselben hervorgehenden Pflanzen ist wenigstens ein Teil derjenigen Vorstellungen übertragbar, die bis jetzt der habituell parthenogenetischen, diploiden Form von *Ch. crinita* gegolten haben.

Da der Kern dieser Parthenosporen die gleiche Chromosomenzahl führt wie eine jede andere Zelle der haploiden Geschlechtspflanze, so ist bei ihrer Keimung auch keine Reduktion zu erwarten, die Bildung eines neuen Individuums vielmehr nur möglich, wenn sie unter Ausfall der Reduktion mit der vorhandenen haploiden Chromosomenzahl stattfindet. Eine auf diese Weise entstehende Keimpflanze enthielte die Chromosomengarnitur ihrer weiblichen Mutterpflanze und damit jedenfalls auch deren Entwicklungstendenzen. Das gilt vor allem auch für die Übertragung des Geschlechtes.

Die beiderlei Geschlechtsprodukte normalgeschlechtlicher diözischer Pflanzen, Spermatozoiden resp. Spermakerne und Eizellen,

sind offenbar Träger von Eigenschaften, die unabhängig vom eigenen Geschlecht, über dasjenige des neuen Organismus entscheiden, welcher aus ihrer Vereinigung hervorgeht. So gibt es ja z. B. im Tierreich Fälle parthenogenetischer Entwicklung, in deren Verlauf aus unbefruchteten Eiern Männchen hervorgehen können, also, wie Strasburger (1910c, S. 435) sich ausdrückt, „die weibliche Natur des Eies als Geschlechtsprodukt kein Hindernis für es bildet, daß es eine männliche Entwicklungsrichtung einschlage". Da bei diözischen Blütenpflanzen die Eizellen der weiblichen Pflanzen weibliche Tendenz besitzen und der Pollen allein für das Zustandekommen der Diözie verantwortlich gemacht wird, ist es naheliegend, auch für die Eizellen diözischer Characeen weibliche Tendenz anzunehmen. Es ist also zu erwarten, daß die aus einer haploiden Parthenospore von *Chara crinita* hervorgehende Pflanze, wie ihre Erzeugerin, wiederum nur weibliche Merkmale aufweist, also nur Oogonien und keine Antheridien ausbilden wird. Ihre Oogonien werden Eizellen mit haploiden Kernen führen und sich damit befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig erweisen. Sie werden befähigt sein, bei Befruchtung diploide Zygoten zu bilden, bei deren Keimung wieder haploide männliche und weibliche Pflanzen entstehen. Bei Ausschluß der Befruchtung werden dagegen die Oogonien solcher parthenogenetisch entstandener weiblicher Pflanzen kreidige Degeneration erfahren oder unter entsprechender Beeinflussung wiederum zur Bildung haploider Parthenosporen veranlaßt werden können. Die Entstehung habitueller Parthenogenesis infolge spontaner, durch äußere Einflüsse bedingter Entwicklungserregung unbefruchteter Eizellen ist dagegen ohne Annahme einer durch einen einmaligen äußeren Einfluß erworbenen und sofort erblichen neuen Eigenschaft nicht denkbar. Auch unter dieser, den meisten Biologen zurzeit wohl noch wenig sympatischen Annahme, könnte es sich nur um die Entstehung einer habituellen generativen Parthenogenesis handeln. Noch weniger wird die Entstehung habituell somatisch parthenogenetischer Pflanzen durch einen Vorgang künstlicher Entwicklungserregung ursprünglich haploider Eizellen erfolgen können. Es müßte denn der zur Sporenbildung führenden Entwicklungserregung späterhin beim Keimprozeß nicht nur ein Ausbleiben der Reduktion, sondern vielmehr eine Chromosomenverdoppelung nachfolgen und so die diploide Chromosomenzahl geschaffen werden, welche im ganzen Entwicklungszyklus der habituell parthenogenetischen *Ch. crinita* in Wirklichkeit vorhanden ist. Auch diese, an sich schon komplizierte Annahme würde noch in keiner Weise den Verlust der Befruchtungsfähigkeit der Oogonien und das Auftreten der erblichen Parthenogenesis der diploid gewordenen Form

erklären. Änderungen in den Bedingungen der Außenwelt sind also, wie durch Untersuchungen verschiedener Art noch weiter zu bestätigen sein wird, wohl geeignet, fakultativ generative Parthenogenesis zu bewirken, sie sind aber als Ursache der habituellen Parthenogenesis von *Chara crinita* wohl ausgeschlossen.

## 2. Erzeugung diploider Pflanzen von Chara crinita durch Unterdrückung der Reduktionsteilung bei der Keimung normal entstandener, diploider Zygosporen.

Der Übergang von amphimiktischer zu habituell parthenogenetischer Fortpflanzung ist bei *Chara crinita* offenbar aufs engste verknüpft mit der Verdoppelung, oder wie wir in Hinsicht auf spätere Erörterungen vorsichtiger sagen wollen, der Vermehrung der Chromosomenzahl der Kerne. Eine Verdoppelung der Chromosomenzahl wäre möglich durch völligen Ausfall der Reduktionsteilungen, eine Veränderung derselben durch unregelmäßigen Verlauf dieser Teilungen (ungleiche Verteilung der Gemini oder von Einzelchromosomen im ersten, von Tochterchromosomen im zweiten Teilungsschritt) im Keimungsprozeß von Zygoten.

Der Keimprozeß der Characeen ist in der älteren Literatur zu verschiedenen Malen behandelt worden. Die wichtigsten Stadien desselben sind schon von Braun in seiner die ganze Entwicklungsgeschichte der Characeen berücksichtigenden Abhandlung über die Richtung der Plasmaströmungen beschrieben worden. Später haben Pringsheim (1862), Nordstedt (1865) und de Bary (1875) den Keimungsprozeß noch eingehender behandelt. In all diesen Arbeiten sind aber die Kernverhältnisse zu Beginn des Keimungsprozesses und damit auch die Reduktionsteilung unberücksichtigt geblieben. Bis in die letzten Monate war man in dieser Hinsicht immer noch auf Hypothesen angewiesen und ich hatte mich in der ersten Niederschrift dieser Kapitel, wie schon S. 45 erwähnt wurde, hinsichtlich des Ortes der Reduktionsteilung der bereits von Strasburger und Winkler geäußerten Ansicht angeschlossen, daß diese eng mit dem Keimprozeß verbunden ist.

Der genauere Verlauf der ersten Teilungen war in den Hauptzügen leicht vorstellbar: Durch zwei Teilungsschritte, von denen der erste die numerische Reduktion vollzieht, wird der Zygotenkern von *Chara* in vier Enkelkerne geteilt, von denen in der Folge, wie bei *Spirogyra* und anderen Conjugaten, aus deren Zygote nur eine neue Pflanze hervorgeht, drei degenerieren. Der vierte wird vielleicht direkt zum Kern der kleinen, linsenförmigen Zelle am Scheitel der Spore, aus deren Weiterentwicklung die neue Pflanze hervorgeht. Fast wahrscheinlicher schien aber, daß erst durch eine

nochmalige Teilung des einen Tetradenkerns mit anschließender Zellteilung zwei nach Größe und Verhalten recht ungleiche Tochterzellen entstehen. Die eine derselben nimmt den Hauptteil der Spore ein, enthält die Stärke sowie die anderen Reservestoffe der Eizelle. Sie erfährt in der Folge keine Teilungen mehr, funktioniert als Reservestoffbehälter der jungen Keimpflanze und wird mit dem Vorschreiten der Keimentwicklung allmählig entleert. Ihre Schwesterzelle wäre die kleine papillenförmige, fast völlig mit Plasma erfüllte Zelle, welche bei ihrem Wachstum die harte Schale am Scheitel der Spore sprengt oder auflöst, papillenartig nach außen vortritt und von deren weiteren Teilungen die ganze Entwicklung des Keimlings ausgeht.

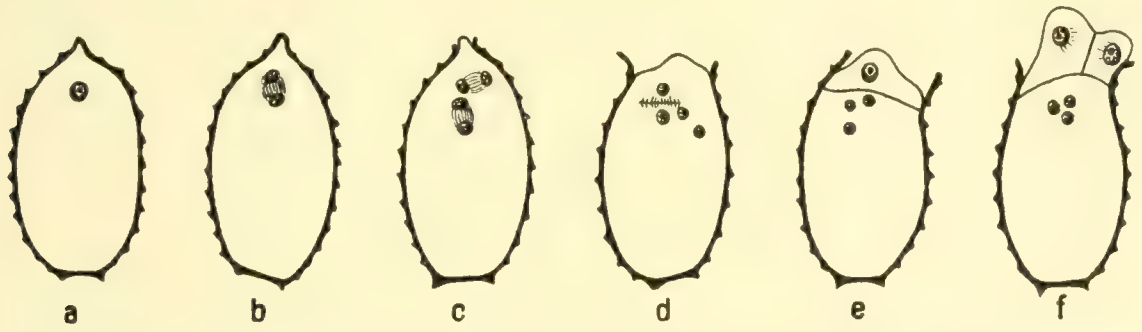



Fig. 28. Schematische Darstellung der Kernteilungsvorgänge im Keimungsvorgange der Zygospore von *Chara*. *a* Zygotenkern im stärkefreien Vorderende der Spore. *b* und *c* erster und zweiter Teilungsschritt der Reduktionsteilung, *d* und *e* im Anschluß an die zweite Kernteilung Abgliederung des plasmareichen Scheitels durch eine Querwand, Vergrößerung des Kerns der sich papillenförmig vorwölbenden und die Sporenschale auseinanderdrängenden Zelle. *f* Längsteilung der einkernigen Keimzelle nach vorausgegangener Kernteilung. Zum Teil nach Oehlkers (1916, S. 226, Abb. 1).

Die in den vorstehenden, im Herbst 1915 geschriebenen Zeilen skizzierte Vorstellung gründete sich in der Hauptsache auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen in den Jahren 1901—1905, sowie auf einige Befunde der seit 1913 wieder aufgenommenen Untersuchungen an *Ch. crinita*. Sie hat inzwischen in den Angaben der im März 1916 ausgegebenen vorläufigen Mitteilung von Oehlkers eine erfreuliche Bestätigung gefunden. Der von ihm für *Chara foetida* und *fragilis* festgestellte Verlauf von Keimung und Reduktion stimmt, wie aus dem mitgeteilten Schema (vgl. Fig. 28) hervorgeht, fast in allen Punkten mit der oben entwickelten Vorstellung überein.

Veränderungen im Verlauf der Tetradenteilung oder völlige Unterdrückung derselben in der Natur wären denkbar unter dem Einfluß des Austrocknens, der Kälte, und plötzlicher Konzentrationsänderungen des umgebenden Mediums. Im besonderen wird die Möglichkeit zu erwägen sein, ob

plötzliche osmotische Änderungen während der Keimzeit ein Ausbleiben der Reduktion und Bildung von Pflanzen mit diploider Chromosomenzahl zur Folge haben könnten. Für die experimentelle Beeinflussung wird vor allem die Wirkung derjenigen Salze zu prüfen sein, von welchen wir wissen, daß sie entwicklungserregend auf ruhende Zellen einwirken. Solche sind normalerweise auch in den Brackwassern enthalten, welche von *Ch. crinita* bevorzugt werden. Dies sind neben Natrium-, Kalium-, Calcium-, vor allem Magnesiumsalze.

Für den See von Pergusa z. B. entfällt nach Lopriore (1901) ein besonders großer Anteil des stark salzigen Wassers auf Magnesiumsalze und Hayek (1916, S. 513) gibt an, daß das Wasser der zahlreichen größeren und kleineren Tümpel und Teiche an der Donau und damit wohl auch derjenigen in der Umgebung von Budapest neben Kochsalz vor allem noch Soda enthalte und daß „im Hochsommer, wenn der nie ganz verdunstete Wasserspiegel stark eingeschränkt ist, die auskristallisierte Soda in weißer Schicht den Boden bedeckt".

Der erfolgreichen Ausführung von Versuchen zur Feststellung der Wirkung verschiedener Salze steht zurzeit noch die Unmöglichkeit entgegen, den Beginn des Keimprozesses der Charenzygoten zeitlich zu bestimmen und die Ruheperiode derselben willkürlich abzukürzen.

Erfahrungen über die Keimung der Characeensporen liegen in der Literatur noch sehr wenige vor. Eingehendere Versuche sind wohl nur von Migula gemacht worden. Er schreibt (1897, S. 50): „Bei manchen Characeen scheint die Einwirkung von Frost oder Austrocknung notwendig oder wenigstens günstig für die Keimung zu sein, während andere, besonders die am Grunde tieferer Seen wachsenden, Austrocknung schlecht vertragen. Die Keimfähigkeit erhält sich bei den Sporen der meisten Characeen mehrere Jahre hindurch."

Bei Migulas Keimversuchen mit *Nitella capitata* gelangten von den in Kultur entstandenen Zygosporen nach vorheriger Austrocknung im ersten Jahre 45%, im zweiten Jahre 18% zur Keimung. Von den nicht ausgetrockneten Sporen keimten in beiden Jahren je 12—13%.

Für *Ch. crinita* macht Migula (1897, S. 358) die Angabe, daß im Gegensatz zu anderen Arten nur einjährige Sporen Keimkraft hätten. Bei Kernen, welche älter als ein Jahr sind, ist die Zahl der keimenden nach seinen Erfahrungen sehr gering und nimmt mit zunehmendem Alter rasch ab. Aus 5 Jahre alten Sporen konnte er keine einzige Pflanze mehr gewinnen, während von jungen Kernen in geeigneten Nährlösungen ungefähr $^2/_3$ keimten.

Untersuchungen über willkürliche Beeinflussung der Reduktionsteilung machen also zur Schaffung einer Grundlage Vorstudien über die Keimungsbedingungen der Sporen notwendig und haben positive Erfolge in der willkürlichen Abkürzung der Ruheperiode und der Auslösung gleichzeitigen Keimbeginnes größerer Sporenmengen in einem zur Keimung ausgelegten Material zur Voraussetzung.

An Wegen zur Erreichung dieses Zieles ist kein Mangel. Es wird sich um Anwendung und Variation der schon recht zahlreichen Methoden handeln, welche zur Abkürzung von Ruheperioden oder von Ruhepausen im Entwicklungsgang von Pflanzen benutzt worden sind, also der Erfahrungen über das Frühtreiben (Molisch, 1909), der Abkürzung der Keimruhe von Phanerogamen-Samen durch Belichtung und Frost (Kinzel, 1913), Wärme, Einwirkung chemischer Reize, Wirkung des Austrocknens, Einpressen von Wasser (de Vries, 1915b). Besonders naheliegend ist die Ausführung von Versuchen, welche durch chemische Beeinflussung eine solche Abkürzung der Ruhezeit bewirken sollen, um so mehr, als in dieser Hinsicht die Befunde von A. Fischer (1907) mit den schwer keimenden Samen von *Sagittaria* und anderen Wasserpflanzen zu überraschenden Resultaten geführt haben.

Solche Versuche sind bereits für *Chara crinita*, wie auch für andere Characeen im Gang. Bis jetzt haben allerdings die zahlreichen Versuche, Beschleunigung der Keimung durch Einwirkung von Laugen und Säuren, von Narkotica, durch Austrocknen, Einpressen von Wasser, Belichtung und Verdunkelung, Gefrieren und Erwärmen usw. zu erzielen, noch zu keinen besonders erfreulichen Resultaten geführt. Die besten Keimzahlen sind vorläufig erhalten worden, wenn die Sporen unter den ihren natürlichen Standortsbedingungen einigermaßen entsprechenden Verhältnissen aufbewahrt wurden. Eine sichtliche Verkürzung der Ruheperiode und gleichzeitige Keimung einer größeren Sporenzahl ist erst wenige Male erreicht worden. Wie Oehlkers (1916, S. 224), habe ich dabei ebenfalls die unangenehme Erfahrung gemacht, daß sauberes Sporenmaterial, wie es von isolierten Sprossen aus Laboratoriumskulturen leicht erhalten wird, viel schwerer zur Keimung zu bringen ist, als mit Humusteilen und faulenden Pflanzenresten verunreinigte Proben. Einige auffallend starke Keimungsvorgänge habe ich in direkt faulenden und unglaublich übelriechenden Lösungen erhalten. Da also offenbar die durch die übrige Organismenwelt in den Keimsubstraten und Kulturflüssigkeiten unterhaltenen biochemischen Prozesse fördernd auf die Keimung der Charasporen gewirkt haben, wird in Zukunft auch eine hierauf aufbauende Methode noch näher ausprobiert werden.

Bevor eine dieser Methoden zu völlig sicheren und konstanten Resultaten führt, ist nicht an Versuche zur spezifischen Beeinflussung, Änderung oder Unterdrückung der Reduktionsteilung zu denken. Auch nach Erreichung dieser Vorergebnisse ist es fraglich, ob bei *Ch. crinita* eine solche Beeinflussung, die bis jetzt im ganzen Pflanzenreich noch nicht gelungen ist, Erfolg haben wird. Jedenfalls aber kann die Möglichkeit, daß eine Zygote gleich einer Eizelle durch künstliche Mittel zur Entwicklung und zwar mit Ausbleiben der Reduktion des diploiden Chromosomensatzes veranlaßt werden könnte, nicht von vornherein ausgeschlossen werden. Die Frage ist nur, ob auch die weitere Annahme gestattet ist, daß ein positives Ergebnis solcher Versuche auch wirklich die bei *Ch. crinita* mit der Diploidie verbundenen neuen erblichen Eigenschaften der Parthenogenesis, des Verlustes der Befruchtungsfähigkeit und des männlichen Geschlechtes einbegreifen würde. Das scheint mir, soweit ich die Literatur überblicke, nicht der Fall zu sein. Nach dem bisherigen Stande der experimentellen Vererbungslehre als auch der Forschung nach den cytologischen Grundlagen der Vererbung scheint mir vielmehr ein positiver Ausfall der besprochenen Versuche zu einem ganz anderen Ergebnis führen zu müssen. Dies geht wohl aus den nachfolgenden Überlegungen hervor.

Auf Grund neuerer Untersuchungen von Botanikern und Zoologen (vgl. Correns und Goldschmidt, 1913) hat man sich die Vorstellung gebildet, daß bei diözischen Blütenpflanzen und bei Metazoen die Geschlechtsverschiedenheit der Individuen diploider Generation in Unterschieden der Geschlechtsprodukte der haploiden Generation begründet und für die Bestimmung des Geschlechtes der Nachkommen eine der beiden im Befruchtungsprozesse zur Verschmelzung kommenden Gameten, die männliche oder die weibliche, ausschlaggebend sei. Dabei ist wahrscheinlich, daß in den einen Fällen die weibliche Zelle, in anderen dagegen das Spermatozoid Träger des männlichen Geschlechtes ist. Für diözische Angiospermen haben zuerst Noll (1907) und Correns (1907) unabhängig voneinander den Nachweis geführt, daß die Eizellen der weiblichen Pflanzen übereinstimmend weibliche Tendenz besitzen und der Pollen allein für das Zustandekommen der Diözie verantwortlich zu machen sei. Correns speziell ist der Ansicht, daß der Pollen der diözischen Phanerogamen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich gestimmt zu sein scheine, wobei die männliche Tendenz der einen Hälfte dieser Pollenkörner über die weibliche Tendenz der Eizellen dominiere. Es müßten somit im Prinzip ebensoviele Männchen wie Weibchen entstehen. Noll gibt dem über das Geschlecht der

diploiden Generation entscheidenden Einfluß der männlichen Geschlechtsprodukte eine andere Deutung. Er hält es für wahrscheinlich, daß in den Geschlechtszellen der weiblichen Individuen nur weibliche, in denjenigen der männlichen Individuen nur männliche Tendenz, diese aber verschieden stark, zum Ausdruck komme. „In einem Teil der väterlichen Geschlechtszellen prävaliert die männliche Tendenz über die weibliche der Eizelle derart, daß der Nachkomme männlich wird; in dem anderen Teil unterliegt die männliche Tendenz gegenüber der weiblichen in der Eizelle mit dem Erfolg, daß der Nachkomme weiblich wird."

Strasburger hat auf Grund seiner Untersuchungen an *Mercurialis* (1909a und b, 1910c) ebenfalls den Standpunkt vertreten, daß den Eizellen diözischer Angiospermen nur weibliche Tendenz zukommen könne. Mit Noll ist er der Ansicht, daß sich bei der Bildung der Pollenkörner eine Scheidung in eine stärkere und eine schwächere männliche Potenz vollziehe, von welchen die stärkere die weibliche Tendenz der Eizellen unterdrücke, die schwächere dagegen von der weiblichen Tendenz der Eizellen unterdrückt werde.

Wie gestalten sich nun bei Annahme ähnlicher Beziehungen zwischen Reduktionsteilung einerseits und Geschlechtsbestimmung[1])

[1]) Was bis jetzt über Geschlechtsvererbung experimentell festgestellt worden ist, bezieht sich ausschließlich auf die Geschlechtstrennung in der diploiden Sporophytengeneration. Verschiedene Forscher haben die Ansicht vertreten, daß Geschlechtertrennung in der haploiden Gametophytengeneration (bei Haplobionten) und Geschlechtertrennung im Sporophyten (bei Diplobionten) verschiedener Art seien und am besten auch mit verschiedenen Namen bezeichnet würden. So schreibt Baur (1914, S. 186): „Geschlechtstrennung kann nun in der einen ebensowohl wie in der anderen Generation vorkommen, aber selbstverständlich sind eine Geschlechtstrennung in der haploiden Generation, z. B. in einem getrennt geschlechtlichen Moose, und Geschlechtstrennung in der diploiden Generation ganz verschiedene Dinge. Jede ‚eingeschlechtliche' phanerogame Pflanze, etwa eine Löwenmaulpflanze ist immer getrenntgeschlechtlich im Gametophyten, also getrenntgeschlechtlich in dem Sinne wie ein getrenntgeschlechtliches Moos!"

Dem gegenüber scheint mir doch eine andere Auffassung ebensowohl begründet zu sein. Bei den heterogameten Haplobionten kommt Geschlechtstrennung erst für den Gametophyten in Frage und äußert sich durch die Verteilung der beiderlei Gametangien auf verschiedene Individuen. Der Sporophyt der Haplobionten ist, ob es sich um monözische oder diözische Formen, um Ausbildung des Sporophyten in Form einer Zygote, wie z. B. bei *Mucorineae* und bei *Chara*, oder um das Sporogonium eines Mooses oder den Kormus eines isosporen Farns handelt, stets zwitterig. Mit dem Übergang von Isosporie zu Heterosporie wird bei den Pteridophyten die Geschlechtstrennung für den Gametophyten obligat und beginnt sich mehr und mehr auch auf den Sporophyten auszudehnen. Bei vielen Gymnospermen und Angiospermen beschränkt sich die Geschlechtstrennung im Sporophyten nicht auf die Ausbildung verschiedener Sporangien, Sporophylle und Blüten an demselben Indi-

anderseits die Verhältnisse für die Verteilung der Geschlechter bei den monözischen und bei den diözischen Charen?

Die monözischen Formen erzeugen bekanntlich an den Knoten ihrer Kurztriebe in bestimmter gegenseitiger Stellung Antheridien und Oogonien. Das macht folgendes Verhalten von Reduktion

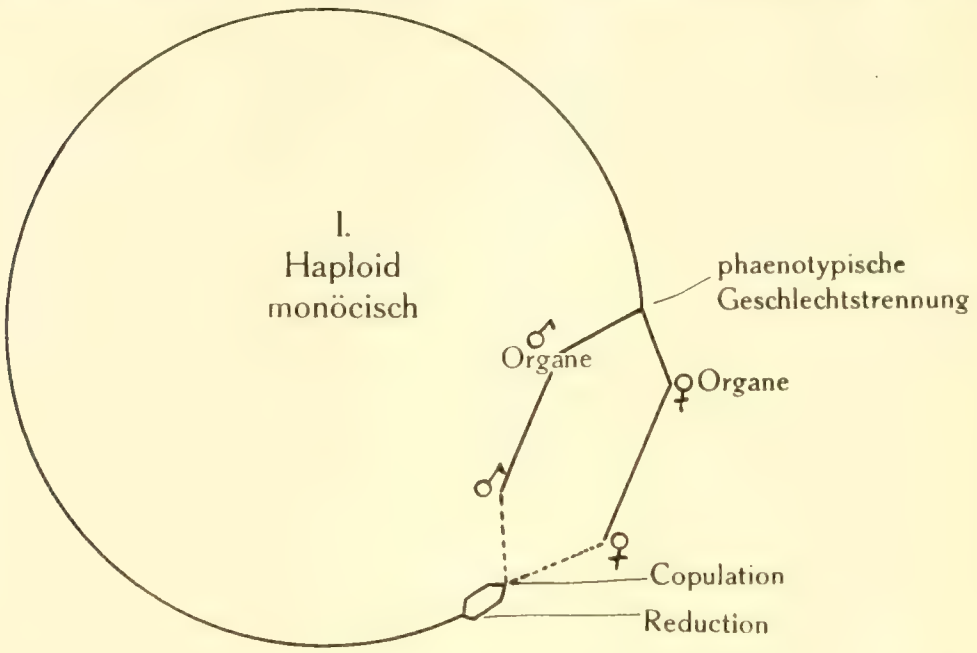



Fig. 29. Schema für die Geschlechtstrennung bei monözischen Characeen. Am zwitterigen Thallus entstehen männliche und weibliche Geschlechtsorgane, welche ohne Reduktion männliche und weibliche Sexualzellen erzeugen. Aus der Verschmelzung der Sexualzellen resultiert die Zygote, als kurze diploide Phase, deren Weiterentwicklung zu einer neuen zwitterigen Geschlechtspflanze durch die Tetradenteilung eingeleitet wird. Die Geschlechtstrennung besteht bei diesen Arten im Auftreten getrennter Geschlechtsorgane beim Übergang der Individuen vom sterilen in den fertilen Zustand. Sie ist nach der Bezeichnung von Burgeff phänotypisch (denkbar als Folge somatischer Inaktivierung eines der beiden in den monözisch gestimmten Zellen vorhandenen geschlechtsbestimmenden Gene). Nach Burgeff (1915, S. 428 I).

und Geschlechtstrennung notwendig. Durch die Reduktionsteilung der Zygote wird die Chromosomenzahl auf die einfache zurückgeführt. Eine Geschlechtstrennung ist mit der Reduktionsteilung nicht verbunden, die entstehende Keimpflanze ist vielmehr hermaphro-

viduum, sondern hat auch zu einer Scheidung der Individuen mit männlichen und weiblichen Blüten geführt.

Mir scheinen diese Unterschiede in der Geschlechtsbestimmung der Haplobionten und der Diplobionten nicht prinzipieller, sondern nur gradueller Natur zu sein und es erscheint mir, solange nicht das Gegenteil experimentell erwiesen worden ist, sehr plausibel, daß die Gesetze über Geschlechtstrennung und Geschlechtsvererbung im ganzen Pflanzenreich, bei Haplobionten und Diplobionten dieselben sein werden.

ditisch. Alle teilungsfähigen Kerne derselben stimmen hinsichtlich der Geschlechtstendenz durchaus mit dem Zygotenkern überein und erst an den fertilen Blättern vollzieht sich in bestimmten Knotenzellen die Geschlechtssonderung, welcher die männlichen Antheridien und die weiblichen Oogonien ihre Entstehung verdanken. Diese erzeugen ohne Reduktion männliche und weibliche

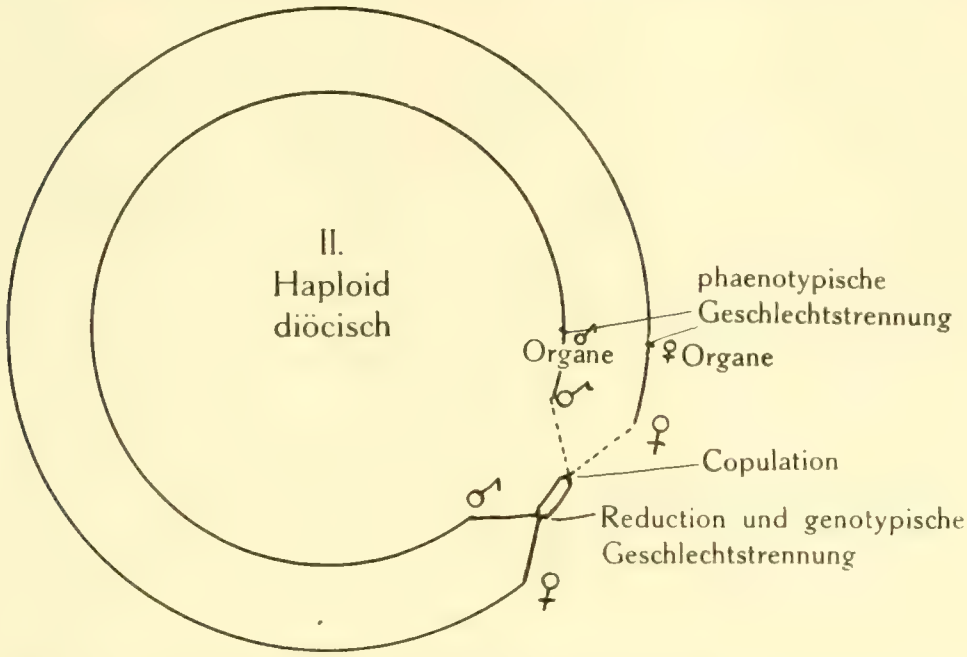



Fig. 30. Schema der Geschlechtstrennung bei diözischen Characeen. An männlichen Pflanzen werden Antheridien, an weiblichen Oogonien gebildet, die wiederum ohne Reduktion männliche und weibliche Sexualzellen erzeugen. Die Zygote (diploide Phase) ist zwitterig, mit der Reduktionsteilung ist zugleich die Geschlechtstrennung verbunden, durch welche wiederum männliche und weibliche Individuen erzeugt werden. Die Geschlechtertrennung ist nach Burgeff genotypisch und wird wohl auf wirklicher Trennung geschlechtsbestimmender Gene beruhen. Nach Burgeff (1915. S. 428 II).

Gameten. Die aus der Vereinigung von Eizelle und Spermatozoid entstehende Zygospore enthält wieder beide Geschlechtstendenzen vereinigt. Es sind also sowohl die aus der Spore bestehende Diplophase, als auch der vegetative Teil der Haplophase in der Entwicklung monözischer Characeen zwitterig. Der Wechsel der Generationen und der Vorgang der Geschlechtstrennung lassen sich für die monözischen Characeen durch das gleiche Schema (vgl. Fig. 29) darstellen, das Burgeff (1915, S. 428) für andere haploid monözische Thallophyten, *Sporodinia*, *Coleochaete* und monözische Moose aufgestellt hat.

Ganz anders aber sind die Beziehungen zwischen den beiden Vorgängen bei den diözischen Arten, welche Antheridien und Oogonien getrennt an verschiedenen Individuen zur Ausbildung bringen (vgl. Fig. 30).

Eizellen und Spermatozoiden vereinigen sich auch hier zu diploiden Zygoten, aus deren Keimung wieder männliche und weibliche Pflanzen entstehen und zwar in der Art, daß ungefähr die Hälfte der Zygoten männliche, die andere weibliche Nachkommen liefern.

Nimmt man an, daß auch bei den diözischen Characeen den Gameten verschiedene Tendenz und zwar, in Übereinstimmung mit den diözischen Angiospermen, den Eizellen weibliche, den Spermatozoiden männliche Tendenz zukomme, so sind im Kerne der befruchteten Eizelle einer diözischen Chara bis vor Beginn der Keimung die beiden Geschlechtstendenzen vereinigt. Es ist also anzunehmen, daß im Verlauf ihrer Tetradenteilung, vergleichbar dem Vorgange bei den diözischen Moosen, zwei Kerne mit männlicher, zwei mit weiblicher Tendenz entstehen. Von diesen vier Kernen gehen aber deren drei in jeder Spore zugrunde. Die Möglichkeit ist also gleich groß, daß ein Kern mit männlicher oder weiblicher Tendenz als Keimkern übrig bleibt und damit die Entwicklung einer männlichen oder einer weiblichen Pflanze eingeleitet wird.

Nehmen wir weiter an, daß bei *Ch. crinita* oder einer anderen diözischen Art nach einer normalen Befruchtung im Keimungsprozeß einer Zygote aus irgendeinem Grunde die Reduktionsteilung unterbleiben würde, so müßte offenbar mit der Reduktion auch die Geschlechtstrennung ausfallen. Die im Zygotenkern vereinigten Tendenzen zur Bildung der beiderlei Geschlechtsorgane und Geschlechtszellen würden offenbar auch auf alle teilungsfähigen Kerne der entstehenden Pflanze übergehen und diese an den Knoten ihrer fertilen Blätter sowohl Antheridien wie Oogonien bilden können. Es müßte ein solcher Ausfall der Reduktionsteilung normal entstandener Zygoten diözischer Arten von einem Übergang von Diözie zu Monözie begleitet sein.

Für eine solche Ansicht sprechen vor allem die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen an diözischen Laubmoosen. Erscheint auch der Vergleich von Entwicklungsvorgängen zwischen *Chara* und Laubmoosen auf den ersten Blick etwas gewagt, so ist er, da es sich trotz der morphologischen Unterschiede um Organismen mit haploidem Vegetationskörper handelt, in Sachen der Vererbung doch naheliegend.

Bei den Moosen geht bekanntlich aus dem befruchteten Ei das Sporogonium hervor. Es repräsentiert das diploide Stadium im Generationswechsel dieser Pflanzen. Die Reduktionsteilung, welche bei *Chara* der Befruchtung unmittelbar nachfolgt, stellt bei den Moosen den Schlußakt in der Entwicklung der diploiden Generation dar. Sie vollzieht sich in den Sporenmutterzellen, die durch Vierteilung je vier haploide Sporen liefern, aus denen wieder die haploide Moosgeneration, die eigent-

lichen Moospflanzen entstehen. Abgesehen von der verschiedenen Ausbildung des Sporophyten und der dadurch bedingten Verschiedenheit im örtlichen und zeitlichen Auftreten der Reduktionsteilung, liegen nun bei den Moosen für den Vergleich mit *Chara* wichtige und völlig eindeutige Resultate vor.

Bei monözischen Moosen, die auf demselben Individuum beiderlei Sexualorgane u. Sexualzellen erzeugen, ist mit der Reduktionsteilung während der Sporogenese keine Trennung der Geschlechter verbunden. Sie vollzieht sich wie bei den monözischen Charen ebenfalls erst innerhalb des Gametophyten bei der Anlage der Geschlechtsorgane.

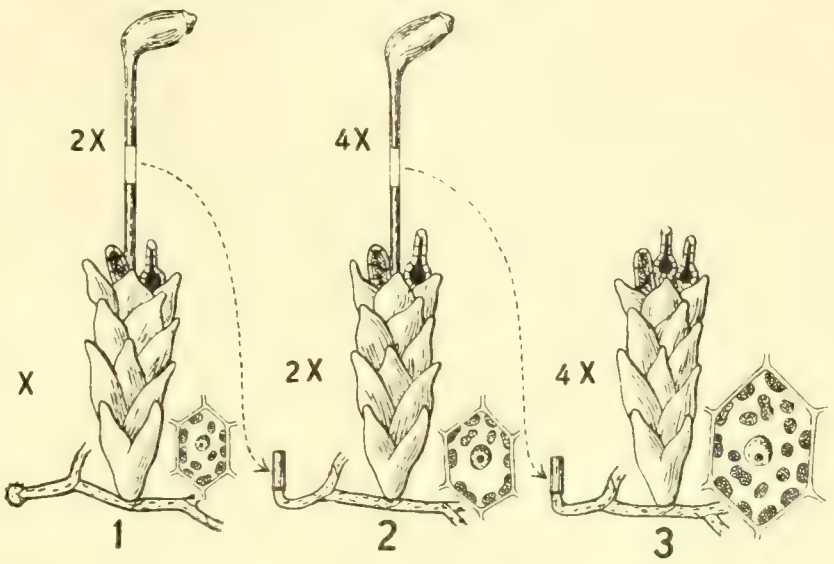



Fig. 31. Experimentelle Aposporie und Erzeugung polyploider Pflanzen des zwitterigen Laubmooses *Amblystegium serpens*. Schematische Darstellung der Ergebnisse der Marchalschen Versuche. 1. Fertiles Pflänzchen mit normalem, haploidkernigem (X Chromosomen) und archegonien- und antheridientragendem Gametophyten und normalem, diploidkernigen (2 X Chromosomen) Sporogonium (Mooskapsel); 2. Der apospor aus einem Stück des normal diploidkernigen Sporogoniums entstehende Gametophyt hat diploide Kerne (mit 2 X Chromosomen), aus den befruchteten Eizellen seiner Archegonien gehen Sporogonien mit vierfacher Chromosomenzahl (4 X) der Kerne hervor; 3. Aus den tetraploiden Sporogonien wurden apospor auch tetraploide Gametophyten erzeugt. Die haploiden, diploiden und tetraploiden Gametophyten weisen entsprechend ihren Chromosomenzahlen und den davon abhängigen Kerngrößen auch verschieden große Zellen auf. Nach Claußen (1915, S. 516, Fig. 12, 1-3).

Bei diözischen, getrennt geschlechtlichen Moosen dagegen ist die Geschlechtertrennung wiederum mit der Reduktionsteilung kombiniert. Daß dem so ist, hat insbesondere Strasburger (1909a, S. 4) für das Lebermoos *Sphaerocarpus* nachgewiesen. Die vier Sporen, die aus der Tetradenteilung einer jeden Sporenmutterzelle hervorgehen, keimen bei diesem Lebermoos ohne sich zu trennen und geben je zwei männlichen und zwei weiblichen Pflänzchen den Ursprung. Für alle Moose mit Tetradenzerfall sind diese Verhältnisse natürlich nicht mehr feststellbar, doch haben Él. und Ém. Marchal (1905) gezeigt, daß aus den Sporen derselben Kapsel diözischer Laubmoose, wie z. B. *Ceratodon purpureus Brid.*, *Barbula unguiculata Hedw.* und *Bryum argenteum L.* sowohl männliche wie weibliche Pflanzen her-

vorgehen. Monospore Kulturen von Sporen derselben Kapsel ergaben stets nur Sprosse eines Geschlechts und zeigten mit absoluter Sicherheit, daß die Sporen heterogen und eingeschlechtlich sind.

Durch die Vereinigung von Eikern und Spermakern zum Zygotenkern wird bei den Moosen die Entwicklung der sporenbildenden Generation eingeleitet. Daß nun nicht nur bei den monözischen, sondern auch bei den diözischen Moosen das Sporogonium, d. h. die mit der Zygospore von Chara vergleichbare Generation hermaphrodit ist, haben die berühmten Untersuchungen von Él. und Ém. Marchal (1907-1912) nachgewiesen. Frühere Autoren, insbesondere Pringsheim (1876 und 1878), Stahl (1876) und Correns (1899, S. 431) hatten gezeigt, daß nicht nur der Gametophyt, sondern auch der Sporophyt der Moose ein starkes Regenerationsvermögen besitzt und zur Bildung von sekundärem Protonema und neuen Gametophyten befähigt ist. Die beiden Marchal konnten nun nachweisen, daß die aus dem Sporogonium durch Sprossung künstlich hervorgerufenen Gametophyten monözisch sind, gleichviel ob die betreffenden Sporogonien monözischen oder diözischen Spezies angehören. Die apospor entstandenen Gametophyten waren ferner diploid, obschon sie, abgesehen von Größenunterschieden, morphologisch den gewöhnlichen haploiden Sprossen glichen. Solche hermaphroditische Geschlechtspflanzen mit z. T. männlichen, weiblichen und zwitterigen „Blüten“ wurden z. B. von *Bryum caespiticium, argenteum* und *capillare, Mnium hornum* und *Barbula fallax* erhalten, alles Arten, die in der Natur ausschließlich diözisch vorkommen. Um ihre Geschlechtsorgane und Geschlechtszellen zu bilden, schritten diese monözischen Gametophyten

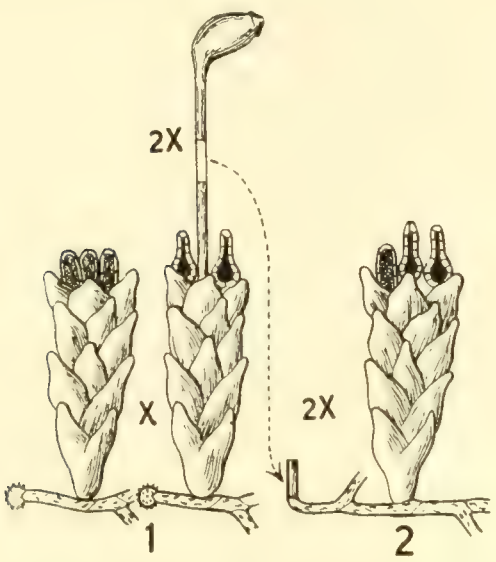



Fig. 32. Experimentelle Aposporie und Erzeugung einer diploiden und zwitterigen Form des normalerweise diözischen Laubmooses *Bryum argenteum*. Schematische Darstellung der Ergebnisse der Marchalschen Versuche. *1.* Normale, haploidkernige (X Chromosomen) Gametophyten, links eine männliche Pflanze mit Antheridien, rechts eine weibliche Pflanze mit Archegonien und dem durch normale Befruchtung entstandenen diploidkernigen (2 X Chromosomen) Sporogonium; *2.* Aus einem Stück eines diploidkernigen Sporogoniumstieles ist wieder auf dem Umwege der Protonemabildung eine diploidkernige (2 X Chromosomen), aber nicht mehr eingeschlechtliche, sondern zwitterige Geschlechtspflanze entstanden, welche an ihrem Scheitel sowohl Archegonien wie Antheridien trägt. Nach Claußen (1915, S. 516, Fig. 12 1' u. 2').

später in ihrem Körper zu sexuellen Scheidungen, welche die betreffenden Arten normalerweise bei der Teilung ihrer Sporenmutterzellen ausführen.

Diese Befunde ergeben also, daß Beibehaltung des diploiden Chromosomensatzes der Zygote und des aus dieser hervorgehenden Sporophyten während der Ausbildung der sonst haploiden Geschlechtsgeneration in dieser nur eine Verschiebung der Geschlechtertrennung, aber keineswegs einen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung zur Folge hat. Die Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Geschlechtszellen erfolgt trotz des verdoppelten Chromosomensatzes scheinbar völlig normal[1]), geändert wurde nur die Geschlechterverteilung, indem auf allen Individuen beiderlei Organe zur Ausbildung gelangten (siehe Fig. 32, S. 102).

Dieses Verhalten der diözischen Moose läßt also erwarten, daß auch bei ausbleibender Reduktion im Keimungsprozeß normal entstandener Zygoten haploid diözischer Chara-Pflanzen diploide monözische Pflanzen entstehen müßten.

Für die Entstehung einer rein weiblichen, habituell parthenogenetischen Nachkommenschaft, wie sie bei *Ch. crinita* mit dem Übergang zur Diploidie verbunden ist, geben diese Versuche bei Moosen keine Anhaltspunkte. Die Entstehung derselben als Reaktion auf irgendwelche äußere Einflüsse ist auch deswegen unwahrscheinlich, weil unter den mit *Ch. crinita* an denselben Standorten vorkommenden Arten solche sind, die, wie *Ch. galioides* und *Ch. aspera*, mit der haploiden *Ch. crinita* in der Geschlechterverteilung wie auch in der Chromosomenzahl der Kerne völlig übereinstimmen. Eine zu weitgehender Änderung führende Beeinflussung hätte sich also, bei Annahme äußerer Einflüsse als auslösender Ursache der Parthenogenesis von *Chara crinita*, an außerordentlich zahlreichen Standorten mit sicherlich stark verschiedenen Bedingungen bloß auf die Sporen der einen Art geltend gemacht und wäre bei denjenigen der anderen vollständig ausgeblieben.

### 3. Zusammenfassung und Thesen.

Da zwischen der apogamen und der befruchtungsbedürftigen *Ch. crinita* keine Übergangsformen existieren, an ein und demselben

[1]) Trotz äußerlich völlig normalem Bau der beiderlei Sexualorgane blieben bei den Versuchen von Él. und Ém. Marchal die diploiden und hermaphroditischen Gametophyten von *Bryum caespiticium, argenteum, capillare* und *Mnium hornum* völlig steril. Mischkulturen von diploiden hermaphroditischen Gametophyten mit haploidem *Br. caespiticium* ♀, oder mit dem haploiden *Br. caespiticium* ♂ blieben ebenfalls ohne Erfolg. Die Möglichkeit der Erzeugung einer triploiden Rasse scheint hier also ebensowenig vorhanden zu sein wie bei Mischkulturen der diploiden weiblichen *Ch. crinita* mit der haploiden *Ch. crinita* ♂

Standorte neben haploiden und typisch normalgeschlechtlichen Individuen von *Chara crinita* auch polyploide und sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzende vorkommen, muß geschlossen werden, daß obligate Parthenogenesis und Polyploidie (Diploidie) hier im engsten Zusammenhange stehen, jedenfalls gleichzeitig und nicht durch eine allmähliche, sondern durch eine plötzliche Änderung entstanden sein müssen. Dadurch tritt die Möglichkeit der Auslösung einer solchen Änderung an anderen haploiden, normalgeschlechtlichen Pflanzen in den Bereich der experimentellen Forschung. Als Momente, welche zur Entstehung der natürlichen Parthenogenesis von *Chara crinita* geführt haben könnten, kommen vor allem Änderungen in den Vorgängen der Befruchtung sowie der mit der Keimung verbundenen Reduktionsteilung in Frage. Von künstlicher Entwicklungserregung der Eizellen weiblicher haploider Pflanzen ist die Auslösung künstlicher generativer Parthenogenesis zu erwarten. Verdoppelung der Chromosomenzahl und damit Erzeugung einer diploiden Rasse sind denkbar als Folge einer Beeinflussung des Keimungsvorganges normal entstandener Zygoten, die Ausfall der Reduktionsteilung und Durchführung der Ontogenie mit der diploiden Chromosomenzahl der Zygote bewirken müßte.

Thesen:

1. Versuche zur künstlichen Entwicklungserregung der Eizellen bei *Chara* haben eine Weiterentwicklung der Eizellen zu Dauerzellen zum Ziel, von denen in Analogie zu den Parthenosporen von *Spirogyra* zu erwarten ist, daß sie ebenfalls nach einer, im Vergleich zu den Zygosporen, vielleicht verkürzten Ruheperiode zur Keimung gelangen.

2. In geringem Prozentsatz ist Ausbildung von Parthenosporen durch Einwirkung hyper- und hypotonischer Lösungen erreicht worden. Ebenso werden durch andere Methoden der künstlichen Parthenogenese, wie Einwirkung von Kohlensäure und kombinierte Wirkung verdünnter organischer Säuren und hypertonischer Lösungen, die Eizellen der befruchtungsbedürftigen *Chara crinita* zur Membranbildung und damit zur Bildung von Parthenosporen angeregt.

3. Eine Keimbildung aus den durch Entwicklungserregung haploidkerniger Eizellen erhaltenen Parthenosporen erscheint nur möglich, wenn sie unter Ausfall der Reduktion mit der vorhandenen haploiden Chromosomenzahl stattfindet.

4. Die durch generative Parthenogenesis entstehenden Keimpflanzen enthalten die Chromosomengarnitur und damit auch die Entwicklungstendenz ihrer Mutterpflanzen. Je nach der Bedeutung,

welche bei *Chara* dem Eikern für die Übertragung des Geschlechtes zukommt, werden die durch generative Parthenogenesis entstandenen Nachkommen weiblichen, männlichen oder teils männlichen, teils weiblichen Geschlechtes sein.

5. In Analogie zu den Befunden bei diözischen Blütenpflanzen ist zu erwarten, daß auch bei den diözischen Charen die Eizellen der weiblichen Pflanzen weibliche Tendenz besitzen und die Spermatozoiden allein die Auslösung der Diözie bewirken. Die aus haploiden Parthenosporen hervorgehenden Pflanzen von *Chara crinita* werden also sehr wahrscheinlich, wie ihre Mutterpflanzen, wiederum nur weibliche Merkmale aufweisen und wieder befruchtungsbedürftige Oogonien erzeugen.

6. Veränderungen im Verlauf der Tetradenteilung keimender Zygoten oder völlige Unterdrückung derselben ist denkbar unter dem Einflusse des Eintrocknens, der Kälte, plötzlicher Konzentrationsänderung des umgebenden Außenmediums, und vor allem von Salzen, die auch in anderen Fällen entwicklungserregend auf ruhende Zellen wirken.

7. Unter der Annahme, daß bei den diözischen Charen den Gameten verschiedene Tendenz und zwar in Übereinstimmung mit den diözischen Angiospermen den Eizellen in der Hauptsache weibliche, den Spermatozoiden männliche Tendenz zukomme, sind im Kern der befruchteten Eizelle einer diözischen Chara bis zu Beginn der Keimung ebenfalls beide Geschlechtstendenzen vereinigt.

8. Es ist anzunehmen, daß im Verlaufe der Reduktionsteilung zwei Kerne mit männlicher, zwei mit weiblicher Tendenz entstehen. Da von diesen vier Kernen drei zugrunde gehen, ist die Möglichkeit gleich groß, daß ein Keimkern mit männlicher oder weiblicher Tendenz erhalten bleibt und damit die Entwicklung einer männlichen oder einer weiblichen Pflanze eingeleitet wird.

9. Ausschaltung der Reduktionsteilung bei der Keimung normal entstandener Zygoten hätte auch eine Ausschaltung der Geschlechtstrennung zur Folge und müßte, in Analogie zu den Ergebnissen der Marchalschen Versuche, zur Bildung eines diploiden Gametophyten führen. Seine teilungsfähigen Kerne würden gleich dem Zygotenkern beide Geschlechtstendenzen aufweisen. Er wäre monözisch oder könnte auch bei vorwiegender weiblicher Tendenz doch gelegentlich an fertilen Knoten sowohl Antheridien wie Oogonien erzeugen.

10. Entstehung der diploiden, obligat parthenogenetischen *Chara crinita* mit ihren im Vergleich zur haploiden, normal geschlechtlichen Form neuen erblichen Eigenschaften (Parthenogenesis, Verlust der Befruchtungsfähigkeit der

Eizelle und des männlichen Geschlechtes) ist als Folge künstlicher Entwicklungserregung der Eizellen haploider Pflanzen kaum denkbar, ebensowenig aber als Folge künstlicher Entwicklungserregung normal entstandener Zygoten unter Ausfall der Reduktion des diploiden Chromosomensatzes.

Fünftes Kapitel.

# Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden Chara crinita.

Als weitere Möglichkeit der spontanen Entstehung der diploiden und apogamen Form von *Ch. crinita* kommt, wie mir scheint, nur noch diejenige einer Beeinflussung des Befruchtungsvorganges im Sinne einer Qualitätsänderung der Erbmasse der Zygote in Frage. Verschiedene Ergebnisse der experimentellen Befruchtungs-, Bastard- und Vererbungslehre ließen vermuten, daß in dieser Hinsicht vor allem Befruchtung mit artfremdem Sperma, Bastardierungsvorgänge zwischen verschiedenen Arten, in Frage kommen könnten.

Das weitere Eingehen auf diese Frage hat gezeigt, daß an den Standorten der *Chara crinita* nicht nur alle Bedingungen zu dieser Art der Entstehung der diploiden und apogamen Form vorhanden sind oder vorhanden gewesen sind, sondern daß durch die Annahme des hybriden Ursprunges dieser Form ihre Unterschiede gegenüber der haploiden Stammform, ihre gegenwärtige Verbreitung und der Polymorphismus dieser „Art" viel besser als durch jede andere Hypothese zu erklären sind.

## 1. Characeenbastarde und die Möglichkeit spontaner Bastardierung bei Characeen.

Über spontan auftretende Bastarde von Characeen ist der bis jetzt vorliegenden Literatur noch sehr wenig zu entnehmen. Die besten Kenner der Characeen, Braun und Nordstedt, führen meines Wissens in keiner ihrer zahlreichen Publikationen über Characeen positive Anhaltspunkte über Bastarde an. So schreibt Braun (1867, S. 792): „Es liegt bis jetzt keine einzige Beobachtung vor, die auf das Vorkommen von Bastarden bei Characeen schließen ließe." Auch Migula schreibt noch 1897 (S. 47): „Bastarde zwischen verschiedenen Arten wurden noch nicht beobachtet." In der neueren Characeenliteratur ist mir eine einzige Angabe über eine in der Natur gefundene und als Bastard gedeutete Form aufgefallen. Hy

(1913, S. 41) beschreibt eine Chara, die er als Bastard zwischen der diözischen *Ch. connivens* und der monözischen *Ch. fragilis* auffaßt. Sie war von ihm selbst im Juli 1890 in einer seither zerstörten Lokalität, den „Mares de Chauffour près de Saint-Barthélemy", inmitten *Chara connivens* (diözisch) und *Ch. fragilis* (monözisch) aufgefunden worden. In ihren Merkmalen soll sie intermediär zwischen den beiden Eltern stehen. Der diözischen Elternart entsprechen nach Hy die größtenteils eingeschlechtigen Blätter (Kurztriebe), von denen diejenigen der oberen Wirtel männlich, diejenigen gegen die Basis hin mehr weiblich waren. In ihrer vegetativen Ausbildung soll die Bastardform mit ihren kurzen oder ganz fehlenden Brakteen ebenfalls mehr der diözischen Elternart entsprechen, während von *Ch. fragilis* als dem zweiten Elter die großen Oogonien, die bis 1 mm Länge erreichten, und das Merkmal der Monözie stammen sollten.

Die besonderen Umstände machen den hybriden Ursprung der von Hy beschriebenen Pflanze sehr wahrscheinlich. Wie schwer aber offenbar die Feststellung des Bastardcharakters solcher Funde ist, lehrt die weitere Bemerkung Hy's, daß die von ihm beschriebene Pflanze in dem Exsikkatenwerke von Migula, Sydow und Wahlstedt unter dem Namen *Ch. connivens var. firma* Migula ausgegeben und von Migula unter diesem Namen auch ausführlich in seinen „Characeen" (Rabenhorsts Kryptogamenflora, S. 713) beschrieben worden sei. Gegenüber Migulas Bemerkung „weibliche Exemplare habe ich nicht gesehen", verweist Hy nochmals darauf, daß vor der Austeilung des Materiales Oogonien in kleiner Anzahl vorhanden gewesen, wahrscheinlich aber beim Trocknen zum großen Teil abgefallen seien.

Dieses Vorkommnis lehrt, daß hybride Formen innerhalb der Characeen offenbar existieren. Da aber bis jetzt experimentelle Untersuchungen zur Feststellung der Variabilität der einzelnen Arten und zur Feststellung wirklich erblicher Rassen in „formenreichen" Arten noch völlig fehlten, war es auch ausgeschlossen, zu entscheiden, ob in den jedem Characeenkenner bekannten Übergangsreihen zwischen einzelnen Arten Bastarde oder Nachkommen von Bastarden vorhanden sind. Hier liegt der experimentellen Betätigung ein weites und aussichtsreiches Feld offen.

Was die Möglichkeit spontaner Bastardierung anbetrifft, so ist sie sicherlich an zahlreichen Standorten und für zahlreiche Arten durch das gesellige Vorkommen gegeben. Jedem Kenner der Characeen werden Standorte bekannt sein, an denen verschiedene Arten zugleich vorkommen. Es genüge auf ein Beispiel der mir näher bekannten Gebiete hinzuweisen. Das an Charen reichhaltigste Gewässer der Schweiz und der angrenzenden Gebiete ist der Unter-

see zwischen Konstanz und Stein (vgl. auch E. Baumann, 1911). In dem verhältnismäßig seichten See sind, von den ausgedehnten, bei geringem Wasserstand bloß 0,5—3 m tiefen Uferpartien aus bis in Tiefen von 20—25 m, ausgedehnte Characeenwiesen vorhanden. Sie setzen sich je nach den Tiefenverhältnissen aus verschiedenen Arten zusammen. In größeren Tiefen finden sich vorwiegend die diözischen *Ch. ceratophylla, Ch. stelligera* unter sich und mit den monözischen *Ch. dissoluta* und *Ch. intermedia* gemischt. Von Nitellen gehen mit den genannten Charen *Nitella flexilis* und *N. opaca* in größere Tiefen. An weniger tiefen Standorten ist größeren Beständen von *Ch. ceratophylla* und *Ch. dissoluta* auch reichlich die diözische *Ch. aspera* beigemischt. Daneben finden sich in besonderen Büschen und Büschchen *Nitella syncarpa* und *N. hyalina*. Einzelne dieser Arten sind stellenweise über Hunderte von Quadratmetern vorherrschend oder kommen in völlig reinen Beständen vor, andernorts finden sich auf wenigen Quadratmetern 2—6 dieser Arten vermischt. Auch hinsichtlich der Zeit ihrer Fruktifikation liegen die Verhältnisse für eventuelle Bastardierungen zwischen verschiedenen Arten dieser Charen und Nitellen sehr günstig. Eine Ausnahme macht in der Hauptsache nur die *N. capitata*, die schon im April fruktifiziert und Juli bis August wieder verschwindet oder nur noch steril vorkommt, während für alle anderen genannten Arten die Hauptzeit der Fruktifikation von Juni bis September ist. Zu dieser Zeit sind in den submarinen Characeenwiesen des Untersees gewiß immer Millionen von Spermatozoiden der verschiedenen Arten vorhanden. Trotzdem kommen in der Hauptsache wohl nur legitime Befruchtungen vor. Vielleicht ist das durch die Ausscheidung spezifischer Reizstoffe zu erklären, welche bedingen, daß die Spermatozoiden wohl von den Oogonien derselben Art, dagegen nicht oder bedeutend weniger von denjenigen anderer Arten angezogen werden. Kreuzungen werden daher überall da, wo Gelegenheit zur legitimen Befruchtung vorhanden ist, in der Regel unterbleiben. Vielleicht trifft auch für die Characeen die Vermutung von Oltmanns (II, 1905, S. 61) zu, daß außer dem Ausbleiben positiver chemotaktischer Bewegungen die Bildung von Antikörpern die Verschmelzung verschiedenartiger Gameten in der Regel hemmt[1]). Auch morphologische Unterschiede,

[1]) Mit der Annahme solcher Beziehungen entfernt man sich nicht oder nur wenig von dem, was in anderen Abteilungen des Organismenreiches tatsächlich festgestellt worden ist. So hat z. B. A. Lang (1914a, S. 131) bei der Besprechung der Ursachen für das Ausbleiben der Bastardbildung in gewissen Verwandtschaftskreisen der Tiere ebenfalls darauf hingewiesen, daß ganz geringe, auch für den empfindlichsten Feinriecher ununterscheidbare Differenzen im Dufte, im Geruche, ganz sicher bei der geschlechtlichen Isolierung von Varietäten und Arten in

wie Verschiedenheiten in der Weite der Spalten des Oogoniumhalses, verschiedene Größe der Spermatozoiden, verschiedene Dichte der Plasmahaut am Empfängnisfleck der Eizelle usw. könnten der artfremden Befruchtung zwischen zusammenlebenden Arten hindernd entgegenstehen.

Es wäre also möglich, daß das bloße Nebeneinandervorkommen verschiedener Characeen allein noch nicht, oder doch nur höchst selten zu Bastardierungen führt und zu ihrem Zustandekommen vielleicht das Zusammenwirken besonderer Umstände notwendig ist. Vor allem wird dabei an Verzögerung oder gänzliches Ausbleiben der legitimen Befruchtung und damit die Ausbildung überreifer Eizellen zu denken sein.

Auch Beeinflussung der Empfängnisfähigkeit reifer Eizellen durch plötzliche Änderungen des Außenmediums, im besonderen Temperaturänderungen, bei Pflanzen salziger Standorte auch Änderungen in der Konzentration der umgebenden Lösungen, könnten gelegentlich Kreuzbefruchtung erleichtern.

Vor allem werden solche Möglichkeiten bei diözischen Arten leicht eine Bedeutung erlangen können; ist doch ganz allgemein bei diözischen Pflanzen die normale Befruchtung der weiblichen Zellen vielfach durch örtliche Trennung der beiden Geschlechter erschwert. So werden auch in gemischten Characeenbeständen hie und da in der Nähe weiblicher Individuen einer diözischen Art keine oder nur wenige männliche Pflanzen vorkommen. Auch völlige Isolierung eines weiblichen Stockes einer diözischen Art inmitten von Rasen einer monözischen oder diözischen anderen Art ist denkbar. Sicher werden infolge solcher Verhältnisse an weiblichen Pflanzen diözischer Arten nicht allzu selten Oogonien vorhanden sein, die längere Zeit auf legitime Befruchtung warten und schließlich infolge Umstimmung in der Empfängnisbedürftigkeit und Empfängnisfähigkeit einer Fremdbefruchtung leichter unterliegen werden. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß auf einzelne Individuen diözischer Arten in der Natur hie und da ähnliche Kombinationen äußerer Faktoren einwirken, wie sie die Technik der Zoologen in den Studien über heterogene Befruchtung gelegentlich zur Anwendung gebracht hat. Darum ist auch für Bastardierungsversuche mit *Ch. crinita* und anderen Characeen eventuell eine Kombination der Methoden künstlicher Entwicklungserregung mit Bastardierung

der Natur eine außerordentlich große Rolle spielen, indem sie wirksame Idiosynkrasien bedingen. „Individuen verschiedener Stämme, Sippen, Varietäten und Arten können sich ‚nicht riechen'. Umgekehrt sind spezifische Düfte, vielleicht mehr noch als Stimmen, Farben und Zeichnungen, Lockmittel für die beiden Geschlechter einer und derselben Tiersippe."

in Aussicht zu nehmen[1]). Vorerst allerdings sind Versuche zur Feststellung der Möglichkeit künstlicher Bastardierung zwischen verschiedenen Charen durch Herstellung geeigneter Mischkulturen anzustellen.

Bei Versuchen über künstliche Bastardierung mit Characeen sind vorderhand als weibliche Pflanzen nur diözische Arten zu gebrauchen; als Spermatozoiden liefernde Pflanzen kommen dagegen neben männlichen Exemplaren diözischer Arten auch monözische Arten in Betracht. Reziproke Kreuzungen sind also zurzeit nur unter diözischen Arten ausführbar, während sich Kreuzungsversuche zwischen monözischen und diözischen Formen auf die Erzeugung des Bastardes: diözische Art ♀ × monözische Art ♂ beschränken müssen. Die Erzeugung des reziproken Bastardes, monözische Art ♀ × diözische Art ♂ wäre nur sicher, wenn es gelänge, durch besondere Variation der Kulturbedingungen die Ausbildung der männlichen Organe monözischer Arten zu verhindern oder wenn dieselben, was in kleinen, übersichtlichen Kulturen nicht unmöglich wäre, vor ihrer Reife sorgfältig von den Sprossen losgelöst würden. Geschieht dies nicht, so ist die Möglichkeit der legitimen Befruchtung vorhanden und diese wird wohl über die illegitime den Vorrang gewinnen.

In technischer Hinsicht sind Kreuzungsversuche mit Characeen verhältnismäßig leicht auszuführen. Man läßt Stecklinge der beiden zur Kreuzung zu verwendenden Arten im gewünschten Geschlechtsverhältnis in demselben Kulturgefäß zur Entwicklung kommen oder setzt erst nachträglich Kulturen weiblicher Pflanzen mit reifen und überreifen Oogonien Sprosse der zur Kreuzung in Aussicht genommenen anderen diözischen oder monözischen Art mit Antheridien zu.

Bei der einen wie bei der anderen Versuchsmethode ist dafür gesorgt, daß infolge der Ausschaltung legitimer Befruchtung überreife Oogonien entstehen und es ist zu erwarten, daß die einer Kreuzung entgegenwirkenden Faktoren an überreifen Oogonien schwächer oder gar nicht mehr vorhanden sein werden.

---

[1]) Seit den Untersuchungen von J. Loeb (1903) haben Experimente an zahlreichen zoologischen Objekten (vgl. 10. Kapitel) ergeben, daß die Grenze der Bastardierungsfähigkeit in einem früher für unglaublich gehaltenen Maße erweitert werden kann, wenn den mit artfremdem Sperma zu befruchtenden Eiern vorher durch chemische Einwirkungen ein leichter Anstoß zu parthenogenetischer Entwicklung verliehen wird. Ist es auf diese Weise gelungen, im Tierreich erfolgreiche Hybridationsversuche nicht nur mit gattungs- oder familienfremdem, sondern selbst mit klassenfremdem Sperma durchzuführen, so ist zu erwarten, daß bei passender Variation der Versuchsbedingungen ähnliche Resultate auch bei Pflanzen, im vorliegenden Falle also zwischen verschiedenen Arten der Gattung *Chara*, eventuell auch zwischen Arten der verschiedenen Gattungen der Characeen erhalten werden.

Auch bei solchen Kreuzungsversuchen, die eine Verwendung monözischer Arten notwendig machen, sind Irrtümer in der Deutung der Versuchsergebnisse völlig ausgeschlossen. Die meisten monözischen Arten sind proterandrisch, ihre Antheridien sind früher reif als die an denselben Blattknoten vorkommenden Oogonien. Der Kreuzungsversuch ist also schon völlig durchgeführt, bevor an den Sprossen der monözischen Pflanze selbst Oosporen vorhanden sind. Ein völliger Ausschluß von Fehlern ist bei solchen Mischkulturen aus diözischen Arten ♀ × einer monözischen Art ♂ allerdings nur dann möglich, wenn der Kreuzungsversuch unterbrochen wird, bevor die Sporen von den Blättern fallen und nur solche Sporen als Heterozygoten betrachtet werden, die noch völlig fest an den Blattknoten der betreffenden weiblichen Pflanzen sitzen.

## 2. Über die Möglichkeit spontaner Entstehung von Bastarden der Chara crinita.

Bei Annahme eines hybriden Ursprunges der apogamen *Ch. crinita* handelt es sich vor allem darum, zu prüfen, welche anderen Arten mit *Ch. crinita* als Eltern der apogamen Form in Frage kommen könnten.

Focke's (1881) Übersicht der natürlichen Bastarde im Pflanzenreich zeigt, daß als Eltern von Bastarden systematisch recht weit auseinanderstehende Formen, verschiedene Arten derselben Untergattung, Arten verschiedener Untergattungen derselben Gattung, hie und da sogar auch Arten aus verschiedenen Gattungen, nachgewiesen oder angenommen worden sind.

Für die Annahme einer Entstehung der apogamen *Ch. crinita* als eines Gattungsbastardes liegen keine Gründe vor. Ihr ganzer Bau stimmt so völlig mit demjenigen der typischen Arten der Gattung *Chara* überein, daß für die Annahme einer Mischung mit einer der im ganzen vegetativen Aufbau so verschiedenen Arten der Gattungen *Nitella, Tolypella* etc. kein Anhaltspunkt vorhanden ist. Bedeutend schwieriger ist dagegen, die ersten Indizien dafür zu gewinnen, welche *Chara*arten neben der haploiden *Ch. crinita* als weitere Eltern ihrer apogamen Form in Frage kommen könnten.

### a) Die systematische Stellung von Chara crinita.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Chara* sind zur Zeit noch fast völlig unbekannt. Sie entsprechen keineswegs der Anordnung der Arten in den üblichen Bestimmungsschlüsseln der Florenwerke. Dem Vorgehen Braun's folgend, werden innerhalb der Gattung *Chara* nach der Beschaffenheit des sog. Stipularkranzes an der Basis der Kurztriebwirtel die Artengruppen der *Haplo-* und *Diplostephanae* und bei den letzteren nach der Art der Berindung an den Haupt- und

Seitenachsen die *Imperfectae, Isostichae*, die zweireihig berindeten *Diplo-* und die dreireihig berindeten *Triplostichae* unterschieden.

*Chara crinita* figuriert unter den *Diplostephanae isostichae*, den Formen mit zweireihigem Stipularkranz und Berindung aus einer der Blattzahl der Wirtel gleichen Zahl gleichartiger Rindenröhrchen. In dieselbe Reihe wird von den europäischen Charen nur noch die *Chara dissoluta* gestellt. Diese letztere Art nimmt aber, wie in der unter meiner Leitung entstandenen Untersuchung von C. Sluiter (1910) gezeigt worden ist, in bezug auf die feinere Ausbildung ihrer Berindung eine eigentümliche Zwischenstellung zwischen völlig unberindeten und typisch zweireihig berindeten Formen ein. Ich bin neuerdings geneigt, in *Ch. dissoluta* ebenfalls einen Bastard oder vielmehr eine Reihe von Bastardformen zu sehen. In Form, Größe und Verteilung der Fortpflanzungsorgane, im ganzen Habitus der Pflanzen und im besonderen in der Art der Bestachelung, der Blättchenbildung an den Blättern sind die Unterschiede zwischen *Ch. crinita* und *Ch. dissoluta* bedeutend. Von einer näheren Verwandtschaft der beiden Arten kann keine Rede sein.

Die beiden europäischen Arten mit einreihigem Stipularkranz, die völlig unberindete *Ch. coronata* und die unberindete Blätter aufweisende *Ch. scoparia*, ebenso die unvollkommen berindete *Ch. imperfecta* (der einzige europäische Vertreter der *Diplostephanae imperfectae*) kommen ebenfalls nicht als besonders nahe verwandte Formen in Betracht. Es bleibt also noch die Frage, ob *Ch. crinita* eventuell näher mit den Arten der *Diplostichae* oder der *Triplostichae* verwandt sei.

Es würde zu weit führen, an dieser Stelle Unterschiede und Ähnlichkeiten der zu diesen beiden Reihen gehörenden Arten untereinander und im Vergleich mit *Ch. crinita* einläßlich diskutieren zu wollen. Es sei nur erwähnt, daß nach meiner Ansicht *Ch. crinita* sich habituell und in der Verteilung der Fortpflanzungsorgane am meisten einigen Arten der *Triplostichae* zu nähern scheint.

Diese Gruppe ist besonders reich an diözischen Arten, unterscheidet sich dagegen von *Ch. crinita* dadurch, daß die meisten Arten ausdauernd sind und auch besondere Organe der vegetativen Fortpflanzung, Bulbillen und Knöllchen an Rhizoiden oder unterirdischen Stengelknoten ausbilden. Solche fehlen der *Ch. crinita*, wenigstens an den nördlichen Standorten, vollständig. Dagegen habe ich an den aus dem Avernersee erhaltenen Pflanzen lange basale Sproßstücke vorgefunden, die blattlos waren und ziemlich stark angeschwollene Knoten aufwiesen, also eventuell doch auch

von der vorhergehenden Vegetationsperiode her erhalten geblieben sind. Auch Holtz hat an den von Ross im See von Pergusa gesammelten Pflanzen ähnliche Wahrnehmungen gemacht und schrieb (1905, S. 41): „An manchen Pflanzen am unteren Ende bemerkte ich stark angeschwollene, gelbliche Stengelknoten, diese scheinen auf eine Überwinterung hinzudeuten.“ Daß auch sonst der *Ch. crinita* ein außerordentliches Regenerationsvermögen zukommt, haben meine bisherigen Kulturversuche ergeben. Sie eignet sich vorzüglich zur vegetativen Vermehrung durch Stecklinge, die nur einige wenige Knoten zu zählen brauchen, um in einigen Wochen eine neue stattliche Pflanze zu erzeugen.

Trotzdem zurzeit also genauere Angaben über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Ch. crinita* noch fehlen, scheint es möglich, die als Eltern der apogamen *Ch. crinita* in Betracht kommenden Arten einigermaßen näher zu bestimmen. Das geschieht durch Feststellung der Anforderungen, welche hinsichtlich des Vorkommens, des Geschlechts und der Chromosomenzahl an die neben der haploiden *Ch. crinita* als Eltern der diploiden Form in Frage kommenden Arten zu stellen sind.

### b) Die Begleitarten von Chara crinita.

*Chara crinita* ist in ihrem Vorkommen auf salzige und brackige Gewässer beschränkt. Für Bastardierung mit ihrer befruchtungsfähigen haploiden Form kommen also wohl nur solche Arten in Frage, welche ebenfalls konstant in Brackwasser leben, oder doch in solchem vorübergehend zu leben vermögen.

In der Characeenliteratur sind eine große Anzahl von Angaben vorhanden, die darauf schließen lassen, daß die apogame *Ch. crinita* an den meisten Standorten zusammen mit anderen Charen gefunden worden ist.

Ich beschränke mich im folgenden auf einige Angaben über das Vorkommen der befruchtungsbedürftigen haploiden Form, sowie über diejenigen Standorte diploider Pflanzen, von denen mein Untersuchungsmaterial stammt.

Über die Verbreitung von *Ch. crinita* in der Umgebung von Budapest hat Dr. Filarszky 1893 eingehend berichtet. Auf meine Bitte hin hat er mir im Dezember 1915 über die von ihm seit 1893 gemachten weiteren Wahrnehmungen und im besonderen über die mich interessierende Frage nach den *Ch. crinita* begleitenden Arten folgendes berichtet: „Männliche und weibliche Pflanzen von *Ch. crinita* untereinander vermengt habe ich bisher nur in der Nähe Budapests, und zwar in zwei nahe beieinanderliegenden, nur durch einen Fahrweg getrennten Sümpfen bei „Kossuth falva“ in der Nähe der Gubacser Pußta gefunden, dann in dem Teiche nächst

der Gubacser Pußta, wo sie alljährlich in großer Menge gedeiht." Von diesem letzteren Standort stammt auch das Material, das mir von Dr. Filarszky seit 1913 übersandt worden ist. Was nun das Vorkommen anderer Charen an diesen drei Standorten anbetrifft, schreibt er: „Ich habe diese Standorte unzählige Male besucht; öfters vergeblich, entweder war es zu früh oder zu spät; doch niemals habe ich hier eine andere *Chara*-Art entdecken können."

Ausschließlich weibliche Pflanzen, also jedenfalls die auch anderswo allein vorkommende diploide und parthenogenetische *Ch. crinita*, fand Dr. Filarszky um Budapest herum an verschiedenen Orten, z. B. in den Sümpfen neben der Donau um Lágymányos, in den Sümpfen neben der Eisenbahn bei Kis Pest usw. Dann sammelte er sie in Pfützen am nördlichen Ufer des Fertö tó (Neusiedler See), in der Nähe von Nezsider und beobachtete sie in großer Menge in den Sümpfen bei „Tapolcza" im Com. Zala, in der Nähe des „Balaton", wobei er ausdrücklich bemerkt: „An den Standorten nächst der Hauptstadt fand ich *Ch. crinita* stets in Gesellschaft anderer Chara-Arten, wie *Ch. foetida, hispida, fragilis, delicatula, connivens*." Die beiden ersten dieser fünf begleitenden Arten sind monözisch und gehören der Reihe der *Diplostichae* an. Die drei letzteren sind *triplostich*. *Ch. fragilis* und *delicatula* sind monözisch, *Ch. connivens* diözisch.

Über das Vorkommen anderer *Chara*-Arten an den vier von Braun genannten Standorten der *Ch. crinita* mit männlichen Pflanzen, sind in der Literatur keine Angaben zu finden. Auch für den Lago di Pergusa, in welchem Dr. H. Ross große Mengen weiblicher und männlicher *Ch. crinita* vorgefunden hat, werden in dessen Publikation keine weiteren Charen aufgeführt. Auf eine diesbezügliche Anfrage hin hat mir Dr. Ross über seinen damaligen Fund noch folgende weitere Auskunft übermittelt: „Soweit ich mich erinnere, fand ich damals nur *Ch. crinita* im Pergusa-See, aber in so großen Mengen, daß die Fische darunter zu leiden hatten. Ich bin an vielen Stellen des Sees mit einem Kahn gewesen; überall war nur dieselbe Art vorhanden. Ich hätte andere Arten sicher gesammelt, wenn ich solche gesehen hätte." Da sich *Ch. crinita* habituell von allen anderen Charen, welche an ähnlichen Standorten vorkommen (vgl. z. B. Fig. 34, S. 118), sehr stark unterscheidet, ist nach dieser Mitteilung nicht daran zu zweifeln, daß 1893 im Pergusa-See keine anderen Arten oder höchstens stellenweise und in nicht sehr großer Individuenzahl vorhanden gewesen sind. Ich habe nun im Frühjahr 1916 Prof. Buscalioni gebeten, den mit der Einsammlung von Untersuchungsmaterial betrauten Gärtner Pflanzen von ver-

schiedenen Stellen des Sees einsammeln zu lassen und diese Proben getrennt zu schicken. Das ist nun, wie mir Prof. Muscatello mitgeteilt hat, auch geschehen.

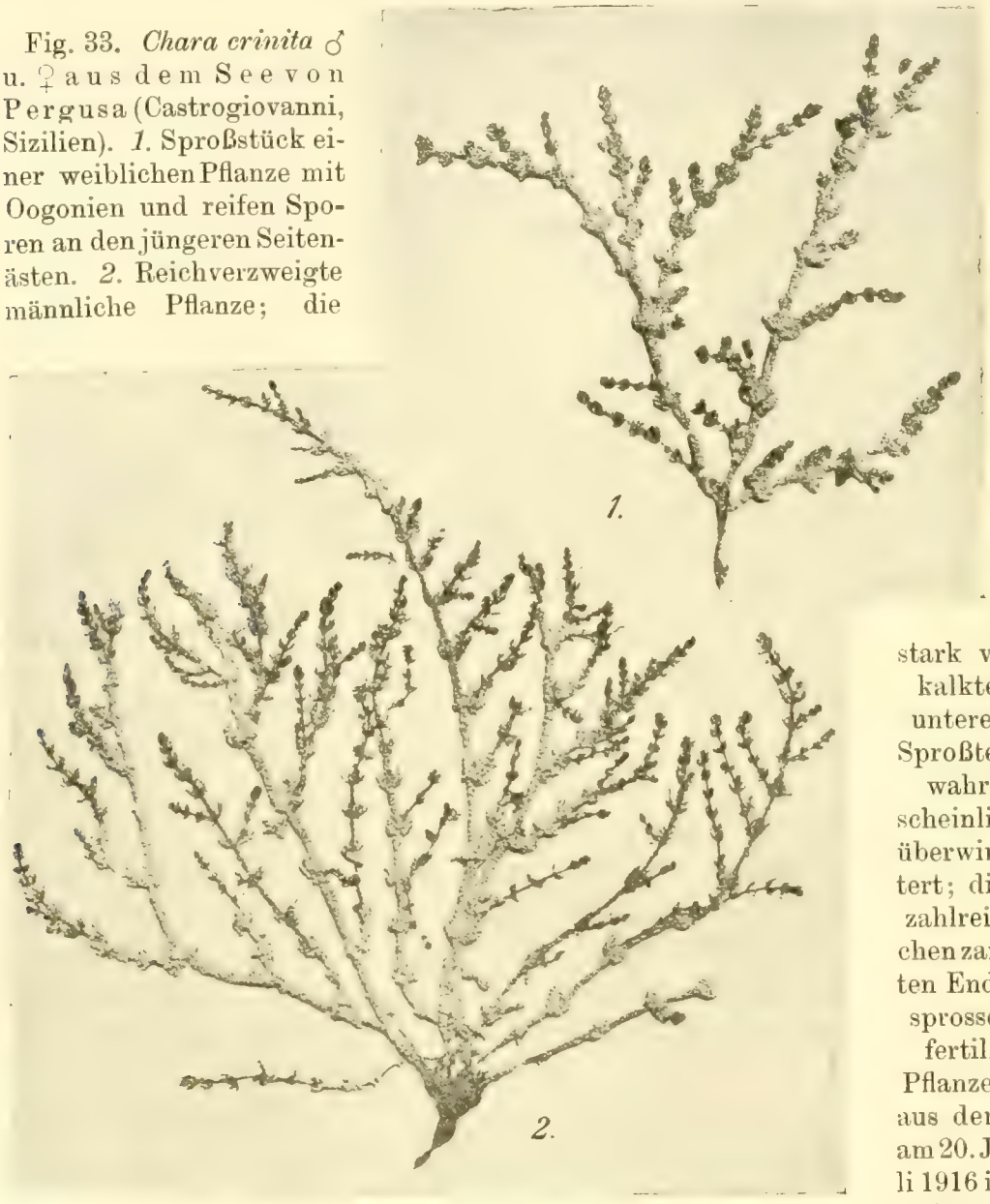



Fig. 33. *Chara crinita* ♂ u. ♀ aus dem See von Pergusa (Castrogiovanni, Sizilien). *1.* Sproßstück einer weiblichen Pflanze mit Oogonien und reifen Sporen an den jüngeren Seitenästen. *2.* Reichverzweigte männliche Pflanze; die stark verkalkten unteren Sproßteile wahrscheinlich überwintert; die zahlreichen zarten Endsprosse fertil. Pflanzen aus dem am 20. Juli 1916 in 30 cm Tiefe eingesammelten Material stammend. Auf halbe Grösse verkleinert.

In einer ersten Sendung vom Juni 1916 erhielt ich Pflanzen von vier je um 100—125 m voneinander entfernten Uferstellen, und zwar aus Tiefen von 20—30 cm. Die zweite Sendung bestand aus 8 Proben, die in Abständen von 50—150 m aus Tiefen von 50—150 cm entnommen worden waren. In all diesen Proben ist nun bei sorgfältiger Durchmusterung kein einziges verdächtiges Sproßstück zu finden gewesen. Auch die Keimpflanzen, die einige Wochen nach dem Eintreffen der Sendungen aus den im Schlamm

enthaltenen Sporen hervorgingen und von denen 101 isoliert wurden, sind ausschließlich *Chara crinita*. Damit ist natürlich noch keineswegs bewiesen, daß in dem nach Marinelli (1896) 1,83 Quadratkilometer (Länge 2,25 km und größte Breite 1,1 km) Oberfläche messenden See nicht doch stellenweise andere Arten vorkommen. Auch ist die Characeenflora der beiden weiteren in dem gleichen Talbecken von Castrogiovanni liegenden kleinen Seen noch völlig unbekannt. Das Vorkommen anderer Characeen in dieser Seengruppe ist aber wahrscheinlich. Meine neuen Kulturen, die im Verlauf des Sommers 1916 aus Keimpflanzen und Stecklingen des Sizilianer Materiales hervorgegangen sind und im Oktober mit Fruktifikation einsetzten, haben nämlich ergeben, daß im See von Pergusa, ganz gleich wie im Teich nächst der Gubacser Pußta, die haploide *Ch. crinita* nicht mehr allein, sondern wieder gemischt mit der apogamen Form enthalten ist.

In auffallendem Gegensatz zu diesem Befund an dem sizilianischen Standorte mit männlichen und weiblichen Pflanzen der *Ch. crinita* stehen wieder die Angaben über das Vorkommen der parthenogenetischen *Ch. crinita*. Für zahlreiche Standorte in Italien und an der französischen Mittelmeerküste wird das gemeinsame Vorkommen von *Ch. crinita* mit anderen Arten bestätigt. So verzeichnete Braun (1856) für verschiedene Standorte in der näheren und weiteren Umgebung von Montpellier parthenogenetische *Ch. crinita* zusammen mit *Lamprothamnus alopecuroides*, *Ch. connivens* und *galioides*. Für den Averner See bei Pozzuoli gibt Braun *Ch. crinita* und *Ch. galioides* an. Die auf meine Veranlassung hin letztes Jahr unternommene Nachforschung hat nach 60 Jahren die Angabe Brauns noch bestätigt. Die beiden Sendungen, welche ich im Juli und August 1915 erhalten habe, bestanden aus dicht verflochtenen, also offenbar am Standort selbst überall zwischen einander wachsenden Exemplaren der parthenogenetischen *Ch. crinita*, männlichen und weiblichen Exemplaren von *Ch. galioides* und überdies noch Pflanzen einer dritten, monözischen Art, der *Chara polyacantha* (s. Fig. 34).

Auch im nördlichen Europa kommt *Ch. crinita* stets zusammen mit einer oder mehreren anderen Characeen vor. Nach Migula (l. c. S. 359) tritt *Chara crinita* an der Ostseeküste meistens rasenbildend auf, oft untermischt mit anderen Arten wie *Tolypella nidifica*, *Lamprothamnus alopecuroides*, *Ch. connivens*; im Binnenlande gerne mit *Tolypella glomerata*. An dem von A. Braun (1856, S. 348) zitierten Standort im Wamper Wiek bei Stralsund findet sie sich z. B. gesellig vermischt mit der diözischen *Ch. aspera* und spärlicher *Tolypella nidifica* vor. *Ch. aspera* scheint auch nach den

Fig. 34. Die *Chara*-Arten des Averner Sees bei Pozzuoli (Neapel). *1. Chara polyacantha A. Br.* (monözisch), *2. Chara crinita Wallr.* (weiblich, parthenogenetisch), *3. Ch. galioides D. C.* (diözisch, weibliches Exemplar) Photographie nach direkt vom Standorte erhaltenen und auf Papier getrockneten Pflanzen. Auf halbe Größe verkleinert.

Befunden von Fräulein A. Seidelin und Pastor J. Hasslow an den bereits erwähnten schwedischen und dänischen Standorten eine ständige Begleitpflanze von *Ch. crinita* zu sein. Bei Praestö sammelte Fräulein Seidelin *Ch. crinita* zwischen ausgedehnten Rasen von *Ch. aspera*, untermischt mit *Ch. baltica* und seltener *Tolypella nidifica*. Auch an den beiden schwedischen Standorten (Sölvesborg und Valjö) findet sich nach Mitteilung von Pastor Hasslow *Ch. crinita* wieder gemeinschaftlich mit *Ch. aspera*.

Aus diesen Angaben, welche namentlich für die Standorte im nördlichen Europa reichlich vermehrt werden könnten, geht also hervor, daß die parthenogenetische *Ch. crinita* sich in die meisten ihrer Standorte mit anderen diözischen und monözischen Charen teilt. Dagegen scheinen die beiden in neuerer Zeit aufgefundenen Standorte der haploiden, mit männlichen und weiblichen Individuen vertretenen Form keine anderen Charen aufzuweisen oder wenigstens nicht in derjenigen Menge, welche ihre Wahrnehmung gestattet hätte. Dieser Umstand spricht sehr für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der apogamen Form. Er rechtfertigt die Vermutung, daß überall da, wo die Verhältnisse eine Bastardierung von *Ch. crinita* mit anderen Arten schon vor langer Zeit möglich machten, der apogame Bastard allein erhalten geblieben, die haploide Stammform aber verschwunden ist.

### c) Geschlechtsverteilung und Chromosomenzahl des zweiten Elters der apogamen Ch. crinita.

Nach den Befunden an den erwähnten Standorten allein kann der zweite Elter der apogamen Form noch nicht genauer präzisiert werden, da meistens neben *Ch. crinita* zugleich monözische und diözische Arten vorkommen.

Für die eine wie für die andere Möglichkeit könnten Gründe angeführt werden. Für die Bastardierung mit einer monözischen Art spricht der Umstand, daß der einzige bis jetzt in der Natur festgestellte Chara-Bastard, die „*Chara conniventi-fragilis*“ Hy's gerade aus der Kreuzung einer diözischen mit einer monözischen Art hervorgegangen ist. In der Geschlechtsverteilung auf die einzelnen Individuen schließt sich allerdings dieser Bastard der monözischen Art an, in derjenigen auf die Blätter der einzelnen Sprosse dagegen der diözischen Art. In anderen Verwandtschaftskreisen sind aber bei Kreuzungen zwischen monözischen und diözischen Arten Ergebnisse erzielt worden, welche eher mit dem hypothetischen Kreuzungsergebnis von *Ch. crinita* verglichen werden können. Nach den Untersuchungen von Correns (vgl. 1913, S. 44) ist das Resultat der rezi-

proken Kreuzungen zwischen der diözischen *Bryonia dioica* und der monözischen *Bryonia alba* ein sehr verschiedenes. *Bryonia alba*, bestäubt mit den Pollenkörnern der Männchen von *Bryonia dioica*, ergab 50% männliche und 50% weibliche Nachkommen, alles Bastarde. Bestäubung der weiblichen Pflanzen von *Bryonia dioica* mit dem Pollen der monözischen *Bryonia alba* ergab 100% weibliche Nachkommen, lauter Bastarde. Wären nun dieselben nicht, wie festgestellt worden ist, steril, sondern apogam, so würde aus dieser Kreuzung eine ausschließlich weibliche, diploide und apogame Nachkommenschaft, vergleichbar der apogamen *Ch. crinita* resultieren.

Zum gleichen Resultat, wenigstens hinsichtlich der späteren Nachkommenschaft, werden auch Kreuzungen zwischen ausschließlich diözischen Arten führen, wenn sie Apogamie zur Folge haben. Das apogame, mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattete Ei wird im allgemeinen in bezug auf die Geschlechtertrennung die Tendenzen seiner normalgeschlechtlichen Erzeuger beibehalten. Aus der apogamen Eizelle eines Bastardes zwischen monözischen Eltern wird wohl wiederum eine monözische Pflanze hervorgehen. Die hermaphroditischen Tendenzen der Eltern und des Bastardes werden auch auf dessen Eizellen übertragen, deren Bildung ja keine Reduktion, also auch keine Qualitätsänderung vorausgeht. Dagegen ist zu erwarten, daß diploide Eizellen diözischer apogamer Pflanzen nur wieder weibliche Individuen erzeugen. „Dasselbe Zusammenwirken von Einflüssen, die über das Geschlecht der Mutter entschieden hatten, dauert, nach Strasburger (1909a, S. 37), da die meiotischen Teilungen in den Gonotokonten unterbleiben, in diesen Nachkommen fort. Sie können sich im Hinblick auf das induzierte Geschlecht nicht anders als vegetative Sprossungen verhalten.“ Dies ist der Fall bei diözischen Angiospermen wie *Elatostema sessile* (vgl. Modilewski 1908, Strasburger 1910c und d) und *Antennaria alpina* (vgl. Juel 1900b). Das Gleiche gilt nun offenbar auch für *Ch. crinita*. Dabei ist nicht ausgeschlossen, daß bei der Entstehung der apogamen Form, neben den diploiden weiblichen Pflanzen auch diploide männliche Pflanzen entstanden, infolge ihrer Einjährigkeit und des Mangels besonderer Propagationsorgane seither aber wieder verschwunden sind.

Eine engere Auswahl innerhalb der *Ch. crinita* begleitenden Arten wird durch die Untersuchung und Vergleichung der Chromosomenzahl ihrer Kerne ermöglicht. Die apogame *Ch. crinita* kann als diploid gelten, das heißt ihre Chromosomenzahl beträgt wahrscheinlich das Doppelte derjenigen der haploiden Form. Bei Annahme ihrer hybriden Entstehung muß der Eizelle der weiblichen *Ch. crinita*

mit ihrer haploiden Chromosomenzahl durch den Spermakern einer anderen Art eine gleiche oder nicht wesentlich verschiedene Chromosomenzahl zugeführt worden sein.

Auch hier sind zur Entscheidung also zunächst wieder reichliche Vorarbeiten zu bewältigen. Wie schon S. 77 auseinandergesetzt worden ist, sind die Chromosomenzahlen der Characeen nicht besonders gut zu bestimmen, die bisherigen Angaben noch verhältnismäßig spärlich und zudem einander teilweise widersprechend. Die Kerne von *Chara foetida* führen nach den übereinstimmenden Angaben von Götz (1899) und Oehlkers (1916) 16 Chromosomen. Für *Ch. fragilis* geben Debski und Oehlkers die Chromosomenzahl 24 an, während Strasburger für diese Art 18 Chromosomen gefunden hat. Beide Arten sind monözisch, die erstere gehört der Reihe der *Diplo-*, die letztere derjenigen der *Triplostichae* an.

Bestimmte Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Zugehörigkeit zu den auf Grund der Berindung unterschiedenen Reihen, ebenso zur Geschlechtsverteilung sind bei der geringen Anzahl der auf ihre Chromosomenzahl untersuchten Charen noch nicht festzustellen. Immerhin scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß einzelne diözische Chara-Arten weniger Chromosomen führen als die monözischen Arten[1]).

[1]) Da die bis jetzt zur Umschreibung der Arten ausschließlich verwendeten Merkmale der äußeren Morphologie eine Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den *Chara*-Arten nicht möglich machen, wird die Bestimmung der Chromosomenzahlen innerhalb der bis jetzt unterschiedenen Gruppen auch in systematischer Hinsicht wertvoll sein. Über das Verhältnis der Chromosomenzahlen von monözischen zu den diözischen Arten wird namentlich die Feststellung der Chromosomenzahlen innerhalb der recht natürlichen Gruppe der *Monarthrodactylae* in der Gattung *Nitella* einen wichtigen Aufschluß geben können. Von den europäischen Arten derselben sind drei diözisch: *N. syncarpa* (Chromosomenzahl nach Strasburger (1908) und Oehlkers (1916) zwölf), *N. capitata* und *opaca; N. flexilis* dagegen ist monözisch. Von Interesse ist die Feststellung der Chromosomenzahlen dieser *Nitella*-Arten hinsichtlich eventueller Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Geschlechtsverteilung auch deswegen, weil für eine der diözischen Arten, *N. opaca*, schon zu zwei Malen, von Clavaud (1878, S. 248) und von mir selbst Pflanzen mit Heteröcie gefunden worden sind. Solche stehen mir zurzeit von zwei Standorten zur Verfügung. Die Untersuchung dieser Formen wird vielleicht Anhaltspunkte dafür ergeben, ob der Übergang von einer Geschlechtsverteilung zur anderen, also in diesem speziellen Falle der Übergang von der Diözie zur Monözie mit einer Änderung der Chromosomenzahl verbunden ist.

Untersuchungen über diese und andere die Chromosomenzahlen bei Characeen betreffenden Fragen sind im Gange. Sollten sie ergeben, daß eine größere Anzahl diözischer Characeen kleinere Chromosomenzahlen aufweisen als die monözischen Formen, so wird man daraus wohl noch keinen Schluß auf das genetische Verhältnis von Monözie zu Diözie in diesem Verwandtschaftskreis ziehen dürfen. Wie zahlreiche Untersuchungen an Pflanzen und Tieren ergeben haben, kommen neben

Die befruchtungsbedürftige *Chara crinita* weist in ihren Kernen 12 Chromosomen auf (vgl. Fig. 35, S. 123). Die gleiche Zahl habe ich nun auch bei den sehr häufig mit *Ch. crinita* zusammen vorkommenden diözischen Arten *Ch. aspera* und *Ch. galioides* (vgl. Fig. 25, S. 79) gefunden. Für die Untersuchung zahlreicher anderer Characeen, darunter auch der *Ch. crinita* häufig begleitenden monözischen *Ch. polyacantha, hispida* usw. ist erst das zur Untersuchung notwendige Material gesammelt und in Präparation.

Wenn die parthenogenetische *Ch. crinita* gemäß unserer Annahme wirklich ein Bastard sein sollte, so kommen sowohl Kreuzung mit einer gleichchromosomigen wie mit einer verschiedenchromosomigen Art in Betracht. Der erstere Fall würde eine diploide, der letztere eine wahrscheinlich mehr als diploide, heteroploide Anzahl schaffen. Sollte die Chromosomenzahl der parthenogenetischen Pflanzen verschiedenster Herkunft ganz allgemein 24 betragen, so werden neben der haploiden *Ch. crinita* nur Arten mit gleicher Chromosomenzahl in Frage kommen können. Als solche würden also an nördlichen Standorten vor allem *Ch. aspera* und an südlichen wahrscheinlich *Ch. galioides* und *connivens* zu nennen sein.

---

der Anzahl auch noch die Größenverhältnisse der Chromosomen in Betracht, und die Möglichkeit ist zu berücksichtigen, daß bei den diözischen Charen wie in anderen Fällen eine nachträgliche Verminderung der Chromosomenzahl durch Verschmelzung von Chromosomen erfolgt ist.

Der Versuch einer Ableitung der monözischen von den diözischen Charen würde sich auch in Gegensatz zu weit verbreiteten Meinungen über die Beziehungen von Monözie zu Diözie, speziell bei niederen Organismen, setzen. So schreibt z. B. Strasburger (1910 d, S. 504): „Daß die Monözie bei allen Algen als das Primäre aufzufassen ist, kann ich nicht bezweifeln, wie denn die Ableitung der Diözie aus der Monözie sich stets leicht vollziehen konnte, während die Ableitung der Monözie aus der Diözie meist auf überaus große Hindernisse stoßen müßte. Daß die Fähigkeit der vom nämlichen Individuum erzeugten Geschlechtsprodukte, sich im Befruchtungsakte zu vereinigen, auch weiter als das Erstgegebene aufzufassen sei, die Unfähigkeit dies zu tun, als eine sekundäre Einrichtung, ist sicherlich anzunehmen.“ Strasburger verweist als Beleg darauf, daß zwar bei den Algen fast durchweg der Nachweis für diese Behauptung noch fehle und auch F. Oltmanns in seinem Algenbuche als gesicherte Fälle für Selbstbefruchtung nur die *Zygnemaceae* und *Vaucheria* anführe. Dem stehe aber gegenüber, daß anderseits die Fähigkeit der Selbstbefruchtung eine fast allgemeine Eigenschaft selbst der Phanerogamen bilde. Dies festzustellen sei bei den letzteren leicht, schwieriger dagegen bei den Kryptogamen, deren Verhalten demgemäß in dieser Beziehung einer weiteren Erforschung bedürfe.

Es sei nur nebenbei erwähnt, daß Selbstbefruchtung auch bei monözischen Charen durchaus möglich ist. So habe ich bis jetzt bei Individualkulturen der monözischen *Chara contraria, foetida, dissoluta* und *polyacantha*, ebenso bei *Nitella hyalina* und *gracilis* reichliche Sporenbildung erhalten. Bei der Durchsicht der älteren Literatur habe ich überdies gefunden, daß eine ähnliche Feststellung für *Chara foetida* schon von de Bary (1871, S. 236) in einwandfreier Weise gemacht worden ist.

Aus obigen Überlegungen und vorläufigen Untersuchungsergebnissen dürfte also hervorgehen, daß die Frage des zweiten Elters der apogamen *Ch. crinita* zwar noch nicht gelöst ist, für die Vorbereitung der notwendigen Bastardierungsversuche aber wohl in erster Linie die Kreuzung von *Ch. crinita* weiblich mit den wahrscheinlich gleichchromosomigen diözischen und an den gleichen Standorten vorkommenden *Ch. galioides* und *Ch. aspera* ins Auge gefaßt werden muß. An Stelle der ersteren könnten auch *Ch. connivens* und *fragifera*, beide ebenfalls diözisch, der gleichen Gruppe der *Triplostichae* angehörend und ebenfalls in salzigen Gewässern südlicher Gegenden verbreitet, in Frage kommen.

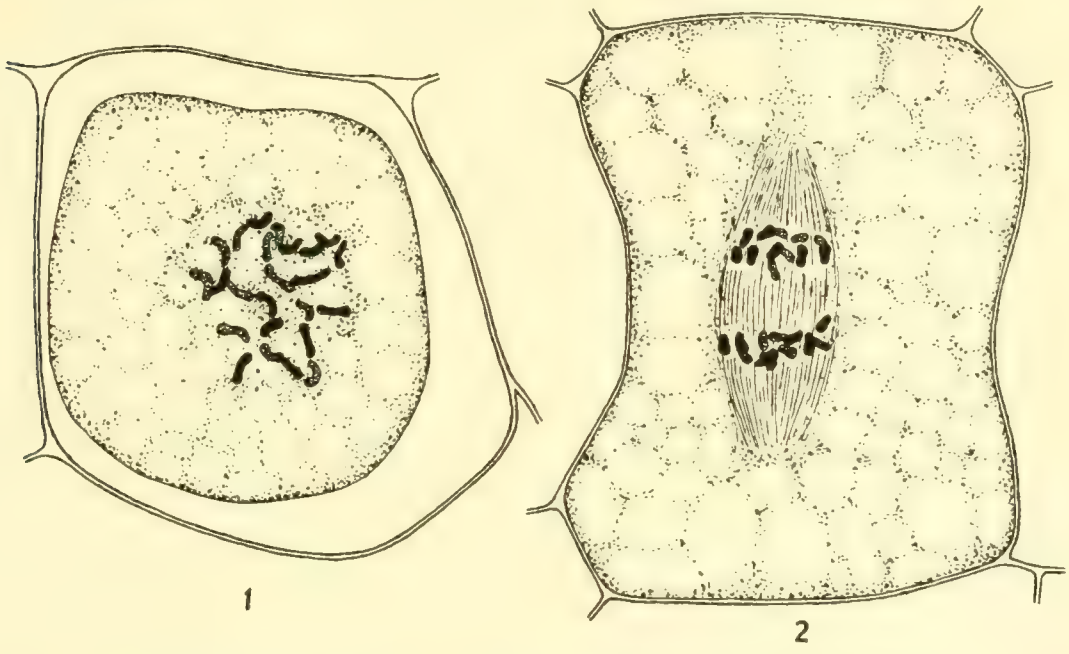



Fig. 35. Kernteilungen in vegetativen Zellen der befruchtungsbedürftigen *Chara crinita*. *1.* Diasterstadium, vom Pol aus gesehen, mit 24 Tochterchromosomen in einer Rindenknotenzelle, *2.* Sproßknotenzelle mit Diasterstadium, je 12 Chromosomen in den Tochtersternen. Vergr. 1600/1.

Die cytologische Untersuchung der Pflanzenbastarde (vgl. Tischler, 1915, S. 207) hat ergeben, daß Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Arten recht selten sind. An anderer Stelle dieser Studie (vgl. 9. Kap., C, 4) wird auch gezeigt, daß wir für die bis jetzt bekannten Beispiele der Apogamie bei Angiospermen, bei Annahme von Bastardierung als Ursache der Apogamie, sehr wohl mit der Annahme von Kreuzungen zwischen gleichchromosomigen Eltern auskommen. Immerhin soll vorläufig für die in Aussicht genommenen Bastardierungsversuche mit *Ch. crinita*, auch in Anbetracht der verschiedenartigen Befunde über die Gestaltung der Chromosomenzahl in Fällen der heterogenen Befruchtung im Tierreich, die

Möglichkeit der Bastardierung mit anderen, eventuell mit größerer Chromosomenzahl ausgerüsteten und monözischen Arten nicht aus dem Auge verloren werden.

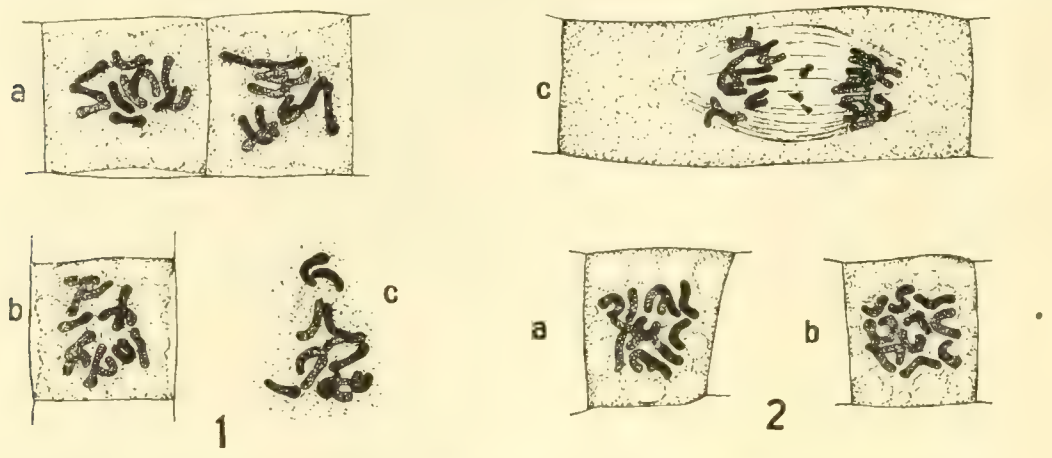



Fig. 36. Kernteilungsfiguren in Zellen spermatogener Fäden von *Chara crinita* und *Ch. aspera*. *1. Ch. aspera, a* und *b* 12 Chromosomen im Übergangsstadium vom Spirem zum Monaster, *c* 12 Chromosomen der Teilungsfigur einer angeschnittenen Zelle, etwas auseinandergezogen. *2. Ch. crinita a* und *b* Monasterstadien mit 12 Chromosomen, *c* Diasterstadium mit auseinander weichenden Tochterchromosomen. Vergr. 1600/1.

Noch ein Punkt muß bei der Annahme von Hybridation als Ursache der Apogamie von *Ch. crinita* schon an dieser Stelle erläutert werden. *Ch. crinita* unterscheidet sich von allen anderen *Chara*-Arten durch die Besonderheiten ihrer Berindung. Sie weist allein regelmäßig eine der Blattzahl entsprechende Anzahl von Rindenröhrchen an den Internodien der Stengel auf. Diese Berindung, welche mit ihrer Bestachelung einen wichtigen Faktor im Gesamthabitus der Pflanze bedeutet, findet sich sowohl bei der haploiden männlichen und weiblichen, wie auch bei der diploiden apogamen *Ch. crinita*. Es kann sich also in der letzteren bei Annahme eines zweiten Elters aus der Gruppe der zwei- oder dreireihig berindeten Arten nur um einen — abgesehen von den mit der Diploidie verbundenen Abänderungen — mit der mütterlichen Pflanze morphologisch weitgehend übereinstimmenden metromorphen, oder ihr doch sehr ähnlichen, metroklinen Bastard handeln. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei Angiospermen bekannt geworden. Innerhalb der an apogamen Formen so reichen Gattung *Hieracium* z. B. hat Ostenfeld auf die sehr eigentümlichen Verhältnisse des *H. umbellatum* aufmerksam gemacht (1910, S. 252): „There is then a form of *H. umbellatum* which is capable to fruit apogamically, but which in outer appearence does not differ from the other forms of *H. umbellatum*, which all require fertilization.“

Auf zoologischem Gebiete hat das Studium der durch zahlreiche Übergänge verbundenen Erscheinungen der heterogenen

Befruchtung und Pseudogamie zu ähnlichen Erfahrungen geführt. In diesen beiden Gruppen von Entwicklungsvorgängen werden durch abnorme Befruchtung Zygoten stark heterozygotischen Charakters gebildet. Das spätere Verhalten ihres heterogenen Chromosomensatzes ist verschieden (vgl. Kap. 10). In ihrem Effekt aber stimmen die Vorgänge der heterogenen Befruchtung mit und ohne Karyogamie darin überein, daß sie Nachkommen mit stark nach dem einen Elter tendierender Vererbungsrichtung zu bilden vermögen. Besonders naheliegend ist in vielfacher Hinsicht auch ein Vergleich mit den „faux hybrides" im Pflanzenreich. Man kann, wie in einem späteren Kapitel noch näher auseinander zu setzen sein wird, annehmen, daß in einzelnen dieser Fälle und ebenso nun bei *Ch. crinita* unter Beibehaltung der durch die Befruchtung erzeugten diploiden Chromosomenzahl bei den nachfolgenden Teilungen, die Formbestimmung des Bastardes in der Hauptsache durch den einen, wahrscheinlich weiblichen Chromosomensatz allein bedingt wird, der andere (männliche) dagegen in der Hauptsache latent bleibt.

### 3. Beziehungen zwischen hybridem Ursprung der apogamen Form und dem Verschwinden der haploiden normalgeschlechtlichen Ch. crinita.

Die Annahme eines hybriden Ursprunges der diploiden *Ch. crinita* gibt uns die Grundlage für eine verhältnismäßig einfache Erklärung der jetzigen starken Verbreitung der apogamen Form und für das Verschwinden der geschlechtlichen Form von *Ch. crinita*. Die diploide und apogame Form von *Ch. crinita* zeigt im Vergleich zur haploiden Geschlechtsform, wie schon S. 73 ausgeführt worden ist, eine stärkere vegetative Entwicklung. Man kann diese als durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl und die damit verbundene Vermehrung der Kernmasse bestimmt ansehen. Anderseits kann darauf hingewiesen werden, daß bei Angiospermen-Bastarden vielfach ein üppigeres vegetatives Wachstum, das Luxurieren der Bastarde, festgestellt worden ist. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle eine genaue, von Zeichnungen und Photographien belegte Darstellung des ganzen morphologischen Aufbaues der haploiden und der diploiden Pflanze zu geben. Dies sei wiederum einer Spezialarbeit vorbehalten. Hier also nur wenige Angaben und Andeutungen.

Die haploide *Ch. crinita* zeigt, wie übrigens auch andere diözische Characeen (vgl. Goebel, 1913, S. 142), einen allerdings nicht sehr auffallenden, doch deutlich wahrnehmbaren Geschlechtsdimorphismus. Auf die wichtigsten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita* haben schon Braun und später Migula (1897, S. 355), allerdings ohne Berücksichtigung der Unterschiede zwischen haploiden und diploiden weiblichen Pflanzen,

hingewiesen. An frisch eingesammelten Pflanzen treten aus begreiflichen Gründen die durch den Geschlechtsdimorphismus wie die durch Haploidie und Diploidie bedingten Unterschiede viel weniger deutlich hervor als an Versuchspflanzen, die unter völlig gleichen Kulturbedingungen herangewachsen sind (vgl. Fig. 20, S. 72).

Unter gleichen Kulturbedingungen zur Entwicklung gekommen, sind die haploiden weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita* etwas robuster und größer als die männlichen. Die Anzahl der fertilen Glieder ihrer Blätter ist in den basalen Partien der Sprosse 2—3, in den oberen Teilen derselben dagegen 3—4. An den männlichen Pflanzen werden bei verhältnismäßig größerer Länge der Blätter (vgl. Fig. 16, S. 60) nur selten 4 fertile Knoten gebildet. In der Regel beträgt ihre Anzahl nur 2 oder 3 und die größere Gesamtlänge der Blätter kommt nur durch die größere Länge der sterilen Internodien und rindenlosen Endglieder zustande. Nicht unbeträchtliche Unterschiede zeigen die beiden Geschlechter auch in der Bestachelung der Stengelinternodien, der Länge der Blättchen an sterilen und fertilen Blättern, wobei immer die stärkere Entwicklung an den weiblichen Pflanzen zu beobachten ist (vgl. Fig. 20).

Sowohl die aus dem Budapester Material isolierten diploiden Pflanzen wie diejenigen anderer Standorte zeigen (vgl. Tafel II) einen wesentlich stärkeren Bau als die weiblichen Individuen der haploiden Urform. Das tritt bei den Pflanzen von Neapel unmittelbar an dem am Standorte selbst gesammelten Material, bei den aus dem Norden stammenden Pflanzen allerdings erst bei der Vergleichung der in Kultur unter gleichen Bedingungen wie die Budapester Pflanzen gezogenen Exemplare deutlich hervor.

Die Internodialzellen ihrer Achsen sind dicker, die Stachelbildung an den Rindenknoten ist intensiver. Die Stacheln stehen gedrängter und finden sich statt einzeln oder zu zweien auch in größeren Gruppen vor. Die Anzahl der fertilen Knoten ihrer Blätter ist fast konstant vier. Für die oberirdischen Achsen der haploiden *Ch. crinita* ist eine schwache Seitenachsenbildung typisch, bei der apogamen Form ist die Verzweigung eine reichere. Die aus dem Lago d'Averno stammenden Pflanzen erwecken infolge ihrer starken Verzweigung, der schon erwähnten Ausbildung ziemlich stark angeschwollener Knoten an den basalen, bereits blätterlos gewordenen Partien zudem den Eindruck, als sei *Ch. crinita* an diesem Standorte wenigstens teilweise zur Überwinterung befähigt.

Die stärkere vegetative Entwicklung, in Verbindung mit der schon von de Bary hervorgehobenen außerordentlichen Fruchtbarkeit der parthenogenetischen *Ch. crinita* sind wohl die Faktoren, welche in erster Linie an den meisten Standorten eine allmähliche Verdrängung der normal geschlechtlichen Stammform durch den

hypothetischen Bastard bewirkt haben. Sie machen es verständlich, daß nach dem Auftreten der ersten apogamen Exemplare an einem Standorte der *Ch. crinita* sich ihre Zahl fortwährend auf Kosten der sexuellen Pflanzen vergrößert und schließlich zu einer völligen Verdrängung der letzteren führt.

Infolge der stärkeren vegetativen Entwicklung, der größeren Fertilität, ist die Anzahl der von gleich vielen apogamen und haploiden weiblichen Pflanzen erzeugten Sporen von vornherein zugunsten der ersteren verschoben. Dann liefern alle Sporen der apogamen Form wieder und ausschließlich sporenbildende Exemplare, während aus den Zygosporen der haploiden Pflanzen nur ungefähr zur Hälfte wieder weibliche, also sporenliefernde Pflanzen, zur andern aber männliche Individuen hervorgehen. Man kann sich vorstellen, daß bei gleicher Keimungsfähigkeit der Parthenosporen und Zygosporen die beiden eben angeführten Gründe allein schon nach wenigen Jahren an einem Standorte zu einer beträchtlichen Verschiebung des Zahlenverhältnisses der beiden Formen führen können. Auch andere Umstände können das Zahlenverhältnis zu ungunsten der geschlechtlichen Form ändern helfen.

Eine Beeinträchtigung der Zygotenbildung ist durch die ganz allgemein die Befruchtung erschwerenden Verhältnisse der Diözie gegeben. Infolge ungleichmäßiger Verteilung der männlichen und weiblichen Pflanzen einer Population kommen wohl jedes Jahr eine Anzahl weiblicher Pflanzen wegen völliger Isolierung oder doch zu großer Entfernung von männlichen Pflanzen nicht oder nur in beschränktem Maaße zur Zygotenbildung. In verstärktem Grade wird der letztere Einfluß sich besonders an solchen Orten geltend machen, an denen sich mit *Ch. crinita* noch andere Characeen und andere Wasserpflanzen in den Raum teilen. Da wird jedes Jahr die Verteilung der entstehenden haploiden weiblichen und männlichen Pflanzen zwischen den an Zahl sich mehrenden apogamen Individuen und anderen Characeen für das Zustandekommen der Befruchtung ungünstiger. Eine stets zunehmende Anzahl von Oogonien bleibt unbefruchtet. Während die Fortpflanzungsmöglichkeit für die parthenogenetische Form sich gleich bleibt, werden die Verhältnisse für die haploide Form immer ungünstiger und schließlich kommt es zu einem völligen Verschwinden der geschlechtlichen *Ch. crinita*. Nur die diploide, parthenogenetische Form bleibt erhalten.

Entstehung reiner Populationen der apogamen Form ist auch an solchen Standorten denkbar, an denen der Bastardierungsvorgang mangels geeigneter Arten selbst nicht möglich gewesen ist. Es genügte, wenn durch fremde Agentien, Überschwemmungen, Wasser-

strömungen oder Wasservögel Sporen der apogamen Form von anderen Standorten her eingeschleppt wurden. Die aus diesen Sporen hervorgegangenen Pflanzen werden sich infolge reichlicherer Sporenbildung wiederum stärker vermehrt haben als die haploide Form und schließlich, wenn auch erst nach Jahrzehnten oder Jahrhunderten, zur Alleinherrschaft gekommen sein. Nur an solchen Standorten, an denen die zur Bastardierung passenden Arten völlig fehlen, die Einschleppung der diploiden Form von anderen Standorten her nicht oder erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgt ist, wird man die haploide Form noch für sich allein, oder, wie im Teich nächst der Gubacser Pußta bei Budapest und im See von Pergusa, noch zusammen mit der diploiden Form vorfinden.

Daß bei dieser Verdrängung der ursprünglichen haploiden Form durch die apogamen diploiden Pflanzen die äußeren Faktoren nicht eine Hauptrolle spielen, geht wie mir scheint besonders aus dem Umstande hervor, daß in verschiedenen Ländern Südeuropas die geschlechtliche haploide und die apogame diploide Form nahe beieinander, also wohl in der Hauptsache unter ähnlichen äußeren Bedingungen vorkommen. Das gilt vor allem für die Standorte in der Umgebung von Budapest, wo männliche und weibliche Pflanzen nur noch an drei Standorten vorkommen, während alle übrigen Standorte neben anderen Characeen ausschließlich die apogame *Ch. crinita* enthalten. Ebensowenig wird man wohl klimatische und edaphische Einflüsse als Ursache dafür annehmen können, daß an dem einen Standorte, Courteison bei Orange, sich männliche Pflanzen erhielten, während eine große Zahl von weiter südlich gelegenen Standorten Frankreichs wiederum zusammen mit anderen Arten ausschließlich die apogame Form von *Ch. crinita* führen. Auch für Italien, vielleicht auch für Griechenland und andere, in bezug auf ihre Characeenflora noch wenig erforschte Mittelmeerländer, liegen die Verhältnisse wohl ebenso. Das Vorkommen ausschließlich apogamer Pflanzen bei Neapel und an verschiedenen Standorten Siziliens, das Vorkommen von haploiden männlichen und weiblichen Pflanzen im Lago di Pergusa, werden ebenfalls nicht auf Unterschiede in den äußeren Faktoren zurückgeführt werden können.

Sehr wahrscheinlich ist dagegen, daß an den nördlichen Standorten die klimatischen Verhältnisse als weiteres Moment beschleunigend im Verdrängungsprozeß der haploiden Form gewirkt haben. *Ch. crinita* fruktifiziert in Sizilien und in Neapel, bei ca. 41° nördl. Breite, ebenso in Budapest (ca. 47 $^1/_2$° nördl. Breite) in den Monaten Juni und Juli. In Deutschland und Dänemark von Ende Juli an bis in den Oktober hinein und in Südschweden (ca. 56° nördl. Breite) erst im September. Es

ist nun sehr wohl möglich, daß mit der zeitlichen Verspätung der Fruktifikation auch eine Verminderung in der Anzahl der Sexualorgane einhergeht. Hierfür sprechen z. B. Beobachtungen, die ich in verschiedenen Jahren an der alpinen *Ch. strigosa* zu machen Gelegenheit hatte. An mehreren Standorten des Engadins (1800—1900 m über Meer) sind anfangs September häufig erst an ganz wenigen Exemplaren und auch an diesen recht spärlich Oogonien und Antheridien, und meistens noch keine einzige reife Spore vorhanden. Im nördlichen Europa sind ähnliche Wahrnehmungen gemacht worden [1]).

Bei den diözischen Arten kann sich nun die Beeinflussung der Fruktifikation durch ungünstige klimatische Faktoren, im besonderen durch ungünstige Temperaturverhältnisse, wie bei anderen Wasser- und Landpflanzen festgestellt worden ist, vor allem an den männlichen Pflanzen geltend machen. Das ist in früheren Erklärungsversuchen (vgl. S. 43) auch für das Verschwinden der männlichen Pflanzen von *Cutleria* und *Ch. crinita* angenommen worden. Die Wirkung einer solchen Schädigung des männlichen Geschlechtes wird sich in der Erzeugung einer geringeren Anzahl von Antheridien, im Ausbleiben der Antheridienreife, vielleicht auch in einer Hemmung des Bewegungsvermögens der Spermatozoiden, der Verminderung ihrer Empfindlichkeit für die eventuell von den Oogonien ausgehenden chemischen Reize usw. äußern. Alle Hemmungen dieser Art werden wieder den Effekt haben, die Bedingungen für die Befruchtung der an Zahl ebenfalls verminderten Oogonien ungünstiger zu gestalten. Während also die Beeinflussung der männlichen Pflanzen durch ungünstige Temperaturverhältnisse und andere klimatische Faktoren eine weitere Verminderung der Zygotenbildung zur Folge hat, wird die Produktion von Parthenosporen an apogamen Pflanzen von diesen Einflüssen weniger betroffen. Es wird sich also an solchen Standorten das Zahlenverhältnis zwischen apogamen und normalgeschlechtlichen Pflanzen noch viel rascher als anderswo zu ungunsten der geschlechtlichen Form verschieben. So ist es wohl zu verstehen, daß an allen nördlichen Standorten die geschlechtliche *Ch. crinita* offenbar ganz verschwunden ist, während sie sich in südlichen Gegenden wenigstens noch an einigen Standorten halten konnte.

[1]) Einer brieflichen Mitteilung von J. Haßlow entnehme ich z. B., daß *Ch. aspera* an den Standorten Südschwedens nur in geringem Maße fertil ist. Bei Sölvesborg fand er sie neben der reichlich fruchtenden *Ch. crinita* nur mit vereinzelten Sporen, bei Valjö in aufeinanderfolgenden Jahren stets ohne Sexualorgane, also offenbar ganz auf die vegetative Vermehrung durch die reichlich ausgebildeten Rhizoidenknöllchen angewiesen.

Aus diesen Überlegungen und Hypothesen über das genetische Verhältnis und die gegenwärtige Verbreitung der beiden Formen von *Ch. crinita* geht wohl hervor, daß schon die einmalige Entstehung einer einzigen oder einiger weniger diploider und parthenogenetischer Pflanzen genügt haben kann, um nach und nach an einem Standort die parthenogenetische Form zum Übergewicht und schließlich zur Alleinherrschaft zu bringen.

Sie zeigen uns auch, daß die Entstehung des hypothetischen apogamen Bastardes nicht notwendig für jeden Standort angenommen zu werden braucht, an welchem er zurzeit vorhanden ist. Orte spontaner Entstehung desselben können sehr wohl zu Ausbreitungszentren geworden sein, von denen aus durch die üblichen Verbreitungsmittel der Characeen, fließendes Wasser, Überschwemmungen, eine Verbreitung von vegetativen Teilen oder Sporen der apogamen Pflanzen allein oder zusammen mit geschlechtlichen Pflanzen innerhalb desselben Stromgebietes erfolgen konnte. Durch Wassertiere und Wasservögel wird eine Übertragung in andere Flußgebiete und damit auch an solche Standorte möglich gewesen sein, wo von Haus aus die Bedingungen zur Entstehung des Bastardes nicht vorhanden waren. Die weite Verbreitung, die jetzt der parthenogenetischen Form zukommt, ist also nicht mit der Annahme verknüpft, daß sehr häufig und in größerer Anzahl solche Heterozygoten entstanden seien, aus deren Entwicklung die apogamen Pflanzen hervorgegangen sind. Aus den bisherigen fast durchweg negativen Ergebnissen meiner Mischkulturen möchte ich im Gegenteil schließen, daß es sich bei dieser Heterozygotenbildung durchaus nicht um eine besonders leicht eintretende Kreuzung handelt. Die Annahme der Entstehung eines oder weniger Individuen in vielleicht langen Zeiträumen reicht aus, um auf Grund der erwähnten Faktoren die allmähliche Vermehrung und Ausbreitung der entstandenen neuen Form über weite Gebiete zu erklären. Diese Überlegungen führen zur Erkenntnis, daß auch bei den experimentellen Versuchen ein zur Bildung von Bastardsporen und Bastardpflanzen führendes Ergebnis vielleicht nur ausnahmsweise, unter Kombination besonders günstiger Verhältnisse, zu erwarten sein wird.

### 4. Der Polymorphismus der apogamen Ch. crinita im Lichte der Hypothese ihres hybriden Ursprunges.

In der beschreibenden Characeenliteratur gilt von allen Characeen, die doch eine ganze Anzahl sehr formenreicher Arten umfassen, *Ch. crinita,* d. h. ihre bis jetzt fast allein untersuchte apogame Form, als die formenreichste Art. So beschreibt z. B. Migula

in seiner Bearbeitung der Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz auf 18 Seiten nicht weniger als 23, im Habitus zum Teil sehr weitgehend verschiedene Formen von *Ch. crinita*. Die bei älteren Autoren übliche und noch von Braun aufrecht erhaltene Einteilung derselben nach Gestalt und Größe des Kerns ist von ihm zugunsten einer anderen verlassen worden, welcher die Ausbildung der Bestachelung zugrunde liegt, die zum mindesten in den mittleren Internodien der Sprosse verhältnismäßig konstant sein soll *(f. longispinae* und *f. brevispinae)*.

Nun ist ja leicht, durch einfache Kulturversuche den Nachweis außerordentlicher Variabilität der Charen zu erbringen und durch Wechsel der Außenbedingungen aus einer, an einem bestimmten Standort in einer bestimmten Form auftretenden Art eine ganze Anzahl habituell verschiedener „Formen" experimentell zu erzeugen. Immerhin ist es einer genauen Prüfung wert, ob nicht, trotz dieses Variierens in der äußeren Gestalt, gewisse Merkmale einzelner Standortsformen sich auch beim Wechsel der Außenbedingungen mehr oder weniger konstant verhalten. Solche Versuche über experimentelle Erzeugung verschiedener Wachstumsformen und Prüfung der Konstanz einzelner Merkmale sind mit mehreren Characeen im Gange. Bei monözischen Arten wurde dabei zur Gewinnung einheitlichen Materiales von einzelnen noch nicht fruktifizierenden Sproßstücken, bei diözischen von isolierten Sproßstücken der männlichen und weiblichen Pflanzen, zum Teil auch von Keimpflanzen ausgegangen.

Für *Ch. crinita* gibt schon Migula (1897, S. 358) an, wenigstens bei zwei Formen Konstanz über zwei Generationen beobachtet zu haben. Meine eigenen Kulturversuche mit *Chara crinita* haben ergeben, daß die von den Standorten in Schweden, Dänemark, Ungarn und Italien stammenden Pflanzen in der Kultur zum Teil einen stark abweichenden Habitus annehmen, die neue Form aber in der Kultur unter gleichbleibenden Bedingungen konstant bleibt.

Besonderen Wert lege ich bei diesen Untersuchungen auf die variationsstatistische Untersuchung der Sexualorgane und Sporen. Vor allem soll die Frage geprüft werden, ob bei der großen Variabilität der *Ch. crinita* im gesamten vegetativen Habitus, eventuell in der Sporengröße ein sicheres Vergleichsmerkmal zur Feststellung vorhandener Unterarten oder sonstiger erblicher Formen besteht.

Variationsstatistische Angaben über die Größe der Fortpflanzungszellen bei niederen Pflanzen und ihre Verwendbarkeit bei der Umgrenzung der Arten und Formen liegen zurzeit noch sehr wenige vor. Speziell in der Characeenkunde

Fig. 37. Einfluß verschiedener Zusammensetzung des Substrates, verschiedener Lichtintensität und verschiedener Temperatur auf die vegetative Entwicklung der apogamen *Chara crinita*. Sämtliche Pflanzen gehören der vegetativ erzeugten Nachkommenschaft einer aus einer Spore gezogenen Pflanze an (Budapester Material, Sprosse der parth. Pflanze No. 5 von 1913). Ihre Entwicklung aus gleich starken Ablegern hat vom 25. April bis 1. August 1916 stattgefunden. Sämtliche Stöcke waren fertil, ihr vegetatives Wachstum war fast völlig sistiert. Die Kulturen 1—3 standen frei auf der Ostterasse des Institutes, 4 und 5 im Warmhaus, Ostseite). Bei gleicher Konzentration der Salzlösung wechselndes Substrat, nämlich in *1* ausgewaschener Seesand, in *2* ausgewaschener Quarzsand, in *3* und *4* Gemisch von Seesand, Lauberde und Moorerde, in *5* Sand und Lauberde, $^1/_2$ nat. Größe.

scheint ihre Verwendung gewagt und gerade den Oogonien und Oosporen von *Ch. crinita* ist von verschiedenen Seiten eine besonders große Variabilität nachgerühmt worden. So schreibt schon A. Braun (1856, S. 350): „Größe und Gestalt der Sporangien, sowie der Grad der Drehung der Hüllzellen und die dadurch bedingte Zahl der von der Seite sichtbaren Spiralwindungen, sind kaum bei einer anderen Art in gleichem Grade veränderlich, was jedoch zur Unterscheidung von Varietäten nur ein schwaches Anhalten bietet, da die verschiedenen Formen zu sehr durch Übergänge zusammenhängen." Nach Migula (1897, S. 356) ist auch der Kern, das heißt die aus den Hüllschläuchen freigewordene Oospore von *Ch. crinita* sehr verschieden gestaltet, länglich-eiförmig, oder rundlich-eiförmig und von sehr verschiedener Größe. „Die Länge desselben schwankt zwischen 360 und 600 $\mu$, die Breite zwischen 200 und 400 $\mu$. Man hat darnach früher drei Formengruppen unterschieden: *leptospermae, pachyspermae, microspermae,* doch läßt sich diese Einteilung nicht aufrecht erhalten, da alle Übergänge zwischen den extremen Formen vorhanden sind."

So steht Migula einer Verwertung von Sporengröße und -form als Merkmalen für die Unterscheidung der Formen zweifelnd gegenüber. Er hält die von ihm und Anderen festgestellten Unterschiede in den Kerngrößen für Standortseigentümlichkeiten und nimmt an, daß sie sich in der Kultur ebenfalls verschieben.

Eine Veränderung der Kerngrößen in der Kultur ist auch Tatsache. Wie in einer zurzeit unter meiner Leitung entstehenden Arbeit gezeigt werden wird, sind mit den übrigen morphologischen Merkmalen auch die Dimensionen der Oogonien und Sporen der apogamen *Ch. crinita* variabel und von verschiedenen Außenfaktoren, der Konzentration der Kulturlösung, der Zusammensetzung des Substrates, der Belichtungsintensität und Lichtqualität und vor allem von der Temperatur abhängig. Als Beleg seien meinen eigenen Versuchsprotokollen und denjenigen meiner Mitarbeiterin einige Angaben über die Sporenlängen von Pflanzen desselben Klons der apogamen *Ch. crinita* von Budapest entnommen, die sich aus völlig gleichen Stecklingen, bei derselben Konzentration der Lösung und auf derselben Unterlage, aber bei verschiedener Belichtung und Temperatur in der Zeit vom 25. April bis 28. August 1916 entwickelt haben. Von zwei Kulturen der Serie, die nur eine kleine Anzahl von Sporen erzeugt hatten (Pflanzen unter der Cu-Oxydammoniakglocke im Warmhaus und im diffusen Lichte bei 6 m Abstand vom Ostfenster des Kulturraumes), wurden sämtliche Sporen, von allen anderen nur je 500 Sporen gemessen.

| Apogame Ch. crinita von Budapest | Länge der Sporen in Teilstrichen des Ok.-Mikrometers (vgl. S. 62). | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Standort der Kulturen . | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| Warmhaus, Südseite . . | 1 | — | 2 | 4 | 11 | 30 | 81 | 78 | 94 | **114** | 70 | 15 | | | |
| Warmhaus, Süds., unter K-bichromatglocke . | | 1 | 1 | 4 | 4 | 27 | 83 | 107 | **121** | 107 | 40 | 5 | | | |
| Warmhaus, Süds., unter Cu-Oxydammoniakgl. | 1 | — | 3 | 14 | **36** | 33 | 20 | 3 | 2 | | | | | | |
| Ostterasse d. Institutes, leicht schattiert . . | 1 | 1 | 3 | 9 | 67 | 118 | **170** | 70 | 25 | 6 | 8 | 17 | 3 | 2 | |
| Mikroskopiersaal, Nordfenster . . . . . | | | | 2 | — | 21 | 70 | **136** | 135 | 105 | 28 | 3 | | | |
| Kulturenzimmer, in 6 m Abstand v. Ostfenster | | | | | 1 | **3** | — | 1 | | | | | | | |

Aus der obigen Übersicht geht hervor, daß wirklich eine verhältnismäßig starke Beeinflussung der Sporengrößen durch Temperatur und Licht festzustellen ist. Für eine ungefähr gleiche Anzahl von Varianten hat sich bei insgesamt 14 Klassen die Maximalzahl infolge der verschiedenen Lebensbedingungen um 5 Klassen verschoben.

Die Kulturen von Pflanzen verschiedener Herkunft haben aber anderseits gezeigt, daß Unterschiede in der Sporengröße nicht nur phänotypischer, sondern auch genotypischer Natur sein können.

Je ca. 1000 Sporen ausschließlich apogamer *Ch. crinita* von den Standorten Sölvesborg und Valjö (2. September 1913) in Schweden, Praestö (1. September 1913 in Dänemark und Lago d'Averno in Italien (3. August 1915) zeigten folgende Verteilung in Klassen:

| Populationen von Ch. crinita verschiedener Standorte | Länge der Sporen in Teilstrichen des Ok.-Mikrometers (vgl. S. 62). | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Von je 1000 Sporen gehören d. nebenstehenden Klassen an . . . | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 |
| Material von Sölvesborg Schweden, gesammelt am 2. Sept. 1913 . . | 1 | — | — | — | 2 | 2 | 8 | 8 | 44 | 29 | 72 | 111 | 116 | **202** | 125 | 79 | 64 | 21 | 15 | — | 1 | |
| Material v. Valjö, Schweden, gesammelt am 2. September 1913 . | | | 1 | 1 | 4 | 11 | 22 | 42 | 102 | 151 | **218** | 186 | 143 | 75 | 36 | 7 | — | 1 | | | | |
| Material von Praestö, Dänemark, gesammelt am 1. Sept. 1913 . . | 1 | 1 | 8 | 5 | 13 | 13 | 16 | 49 | 79 | **153** | 110 | 124 | **135** | 105 | 107 | 36 | 41 | 11 | 2 | 1 | | |
| Material aus dem Avernersee bei Neapel gesam. am 3. Aug. 1915 | | | | 6 | 3 | 32 | 40 | 81 | 215 | **217** | 180 | 124 | 73 | 22 | 5 | 1 | — | 1 | | | | |

Die Pflanzen südlicher Standorte (Budapest, Neapel, Sizilien) behalten in der Kultur bei einer ihrem Standort ungefähr entsprechenden Temperatur und Beleuchtung ihre Sporengröße ziemlich unverändert bei. So ergaben z. B. vegetativ aus einer Pflanze aus dem Avernersee gezogene Kulturen bei wechselnder Lichtintensität und Temperatur in der Zeit vom 9. Juni bis 24. November 1916 Sporen mit folgenden Ausmaßen:

| Ch. crinita aus dem Avernersee | Länge der Sporen in Teilstrichen des Ok.-Mikrometers (vgl. S. 62). | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sporen derselben Pflanze vom Standort und aus Kulturen . . . . . | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 |
| Sporen an der Pflanze am nat. Standort, gesamm. am 3. Aug. 1915 | | | 1 | 1 | 14 | 24 | 50 | 98 | **105** | 76 | 23 | 6 | 2 | | | | | | | | | | |
| Kultur frei auf der Ostterasse des Instituts, leicht schattiert . . | | 3 | 8 | 56 | **130** | 113 | 101 | 61 | 19 | 7 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | |
| Kultur im Warmhaus, Südseite . . . . . | | 1 | 2 | 1 | 7 | 16 | 29 | 80 | 95 | **110** | 71 | 37 | 29 | 15 | 6 | 2 | 1 | | | | | | |
| Kultur im Mikroskopiersaal, Nordfenster | | | | 1 | 2 | 5 | 7 | 29 | 38 | **91** | 65 | 83 | 52 | 43 | 28 | 8 | 2 | 4 | 2 | | | | |
| Kultur im Kulturenzimmer, Ostfenster . | | | | | 1 | 5 | 10 | 63 | 48 | **118** | 82 | 74 | 46 | 33 | 16 | 2 | — | 1 | 1 | | | | |

Aus dieser Übersicht, wie aus weiteren Messungen an Pflanzen desselben Standortes geht hervor, daß unter den gewählten Kulturbedingungen, bei Zimmertemperatur und Beleuchtung an Süd-, Ost- und Nordfenstern, die Sporengröße der Averner Pflanzen etwas nach oben verschoben wird. Bei den auf der freien Ostterasse gegebenen Licht- und Temperaturverhältnissen sind in der gleichen Zeit Sporen gebildet worden, von denen die Maximalzahl der Varianten 5 Klassen weiter abwärts liegt. Die in den Institutsräumen gegebenen Versuchsbedingungen gestatten also dieselbe oder eine etwas stärkere Entwicklung als diejenigen des Standortes.

Ganz anders ist dagegen das Verhalten der Pflanzen der nördlichen Standorte. Ihr Habitus hat sich in den Kulturen gegenüber dem Ausgangsmaterial sehr verändert und ist demjenigen der apogamen Pflanzen südlicher Standorte viel ähnlicher. Die Sprosse der kultivierten Pflanzen aus Schweden und Dänemark sind bedeutend größer geworden, haben dickere, dicht mit Stacheln besetzte Achseninternodien, kräftige und lange Blätter. Auch Sporengröße und Sporenform erfahren in der Kultur Änderungen, aller-

dings nicht in dem Maße als alle anderen Merkmale der Pflanzen. Sie haben sich am konstantesten erwiesen (vgl. S. 136a).

Die gesamten Veränderungen, welche die von den nördlichen Standorten stammenden Pflanzen von *Ch. crinita* in der Kultur erfahren, sprechen dafür, daß sie dort weit davon entfernt sind, ein Optimum für ihre Entwicklung zu finden. Sie sind

Fig. 38. Parthenogenetische *Chara crinita Wallr.* aus Dänemark und Schweden. *1.* Pflanze aus dem im August 1913 von Praestö, Dänemark, erhaltenen, reich fruktifizierenden Material. *2.* Pflanze aus dem im September 1913 aus Sölvesborg, Schweden, erhaltenen Material stammend. Pflanzen auf Papier getrocknet. Auf halbe Größe verkleinert.

gewissermaßen als Kümmerformen aufzufassen, aus denen in der Kultur habituell den aus südlichen Ländern ähnliche Formen ihren Ursprung nehmen können. Gerade aus den Messungen der Sporenlängen geht nun einwandfrei hervor, daß zwischen den Pflanzen der nördlichen und der südlichen Standorte nicht nur Unterschiede phänotypischer, sondern auch genotypischer Natur vorhanden sind. Die untersuchten Pflanzen von Sölvesborg und Valjö usw. bilden nicht nur an ihren Standorten, sondern auch unter übereinstimmenden Kulturbedingungen bedeutend längere Sporen als diejenigen aus Neapel und, wie hinzugefügt werden kann, auch als diejenigen aus Budapest. Das Vorkommen erblich verschiedener Formen der apogamen *Ch. crinita* steht gänzlich außer Zweifel. Die weiteren Untersuchungen haben zum Teil bereits ergeben, daß auch weniger weit voneinander abliegende Standorte, wie z. B. Sölvesborg und Valjö in Schweden, nicht nur habituell, sondern auch nach den Sporengrößen verschiedene Formen aufweisen. Es ist zu erwarten, daß sich auch

# Einfluß der Lebensbedingungen auf die Länge der Sporen von Chara crinita aus Schweden und Dänemark.

| a) Ch. crinita aus Schweden. | Klassen-Einteilung nach Teilstrichen des Okular-Mikrometers (vgl. S. 62). | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Länge der Sporen vom Standorte und aus Kulturen. | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 |
| 900 Sporen der Population am Standort zu Sölvesborg, Schweden, gesammelt am 2. Sept. 1913 . . | | | | 1 | — | — | — | 2 | 2 | 8 | 8 | 44 | 29 | 72 | 111 | 116 | **202** | 125 | 79 | 64 | 21 | 15 | — | 1 | | | | | | | | | | | |
| 1850 Sporen von einer Pflanze dieses Standortes, gesammelt am 2. September 1913 . . . . . | | | | | | | | | 4 | 3 | 25 | 79 | 159 | 322 | **444** | 352 | 283 | 111 | 55 | 12 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 304 Sporen einer isolierten Pflanze; 1 proz. Meersalzlösung, Warmhaus Osts., 15. Febr. bis 16. Juni 1915 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 10 | 30 | 53 | **62** | 60 | 44 | 20 | 7 | 8 | 3 | 2 | 2 | 2 |
| 300 Sporen (a) / 700 Sporen (b) — von Sprossen derselben isolierten Pflanze, a) in 0,5 proz. Meersalzlösung, Warmhaus, Ostseite, Sommer—Herbst 1916, b) Warmhaus, Ostseite, Herbst—Winter 1916 entstanden | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| a) | | | | | | | | | | | | 2 | 4 | 19 | 45 | 63 | **69** | 34 | 26 | 20 | 11 | 7 | | | | | | | | | | | | |
| b) | | | | | | | | | | | | 1 | 2 | 5 | 8 | 31 | 71 | 94 | 125 | **140** | 125 | 61 | 17 | 8 | 8 | 2 | 2 | | | | | | | |

| b) Ch. crinita aus Dänemark. | Klassen-Einteilung nach Teilstrichen des Okular-Mikrometers (vgl. S. 62). | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Länge der Sporen vom Standorte und aus Kulturen. | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 |
| 1000 Sporen der Population am Standort bei Praestö, Dänemark, gesammelt am 1. Sept. 1913 . . . . | | | 1 | 1 | 8 | 5 | 13 | 13 | 16 | 49 | 79 | **153** | 110 | 124 | **135** | 105 | 107 | 36 | 41 | 11 | 2 | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| 600 Sporen von einer Pflanze dieses Standortes, gesammelt am 1. Sept. 1913 . . . . . | | | | 1 | — | 1 | 2 | 2 | 8 | 13 | 25 | 53 | 60 | 114 | **159** | 99 | 55 | 8 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 120 Sporen einer isolierten Pflanze; 1 proz. Meersalzlösung, Warmhaus Ostseite, 15. Febr. bis 8. Mai 1915 | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 11 | 16 | **19** | 19 | 16 | **19** | 10 | 3 | 1 | — | 1 | | | | | | | | | |
| 500 Sporen einer isolierten Pflanze; 0,25 proz. Meersalzlös., Warmh. Süds., 1. Juli 1916 b. 10. Jan. 1917 | | | | | | | | | | | 11 | 60 | 126 | **167** | 92 | 36 | 8 | | | | | | | | | | | | | | | | | |

aus den Populationen einzelner Standorte vielleicht verschiedene Klone mit erblichen Unterschieden werden isolieren lassen.

Der sicher sehr ausgeprägte Polymorphismus der apogamen *Ch. crinita* findet in der Annahme eines hybriden Ursprunges die einfachste Erklärung. Dafür spricht folgende Überlegung. Bastarde aus Kreuzungen zwischen verschiedenen Individuen derselben beiden Arten können untereinander völlig übereinstimmen oder sich doch sehr ähnlich sein. Sie sind aber in Einzelheiten verschieden, wenn, wie Baur für einen anderen Fall ausführt (1914, S. 218) „die zu der Kreuzung verwendeten Individuen nicht in jeder Hinsicht homozygotisch, sondern ziemlich kompliziert heterozygotisch sind". Das heißt also bei Annahme eines hybriden Ursprunges der apogamen *Ch. crinita*, daß Kreuzung zwischen verschiedenen nicht rein homozygotischen Individuen derselben Arten zur Bildung von Bastarden führt, die unter sich verschieden sind und bei apogamer Fortpflanzung Klone erzeugen können, welche sich ebenfalls in einzelnen Merkmalen konstant unterscheiden werden. Die neben *Ch. crinita* als Elter der apogamen Form in Betracht fallenden Arten, *Ch. aspera* vor allem, kommen ebenfalls in verschiedenen, wahrscheinlich zum Teil erblichen Formen vor. Es ist also denkbar, daß trotz stark metromorpher oder metrokliner Ausbildung der aus den Heterozygoten hervorgehenden Individuen der $F_1$ Bastard-Generation die Verschiedenheiten der elterlichen Individuen auch solche ihrer Bastarde zur Folge haben. Diese individuellen Unterschiede bleiben bei Fortpflanzung durch ovogene Apogamie, wie bei jeder anderen Art der ungeschlechtlichen Vermehrung in der weiteren Nachkommenschaft erhalten. Aus jedem durch direkte Bastardierung entstandenen Individuum könnte also eine in sich konstante, sich von anderen mehr oder weniger unterscheidende Nachkommenschaft, ein Klon, hervorgehen und jede Population könnte sich aus so vielen in einzelnen Merkmalen verschiedenen Klonen zusammensetzen, als im Verlaufe des allmählichen Ersatzes der haploiden durch die diploide Form an dem betreffenden Standort Heterozygoten zur Entwicklung gekommen sind. Der Polymorphismus der apogamen *Ch. crinita* kann also, soweit er sich in den Populationen desselben Standortes oder desselben Verbreitungsgebietes äußert, darauf beruhen, daß die beiden zur Kreuzung gekommenen Arten in verschiedenen erblichen Formen vorhanden gewesen sind. Die größeren habituellen, wie die in den Sporenmaßen sich äußernden Unterschiede zwischen den Formen in Nord- und Südeuropa könnten auch darauf beruhen, daß sich die haploide *Ch. crinita* überhaupt mit verschiedenen Arten, im Norden vielleicht mit *Ch. aspera*, im Süden mit *Ch. galioides* oder *connivens* gekreuzt hat. Ununtersucht mag an dieser Stelle bleiben, welchen Anteil

am Polymorphismus der apogamen *Ch. crinita* die Bildung neuer konstanter Formen nach dem Übergang zur Diploidie und zur Apogamie haben mag.

Auch die Entscheidung der Fragen über die Ursache des Polymorphismus von *Ch. crinita* macht wiederum eine große Anzahl von Vorarbeiten notwendig. Vor allem wird eine eingehende Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse und der Formenkonstanz derjenigen Arten anzustellen sein, welche als zweiter Elter der apogamen *Ch. crinita* in Frage kommen.

Aus den Betrachtungen dieses Kapitels geht wohl hervor, daß nach Feststellung der Apogamie und des Vorkommens einer normal geschlechtlichen haploiden Stammform von *Ch. crinita* die Verhältnisse durchaus so liegen, daß die Annahme eines hybriden Ursprunges der apogamen Form am besten geeignet ist, alle Eigentümlichkeiten der Morphologie, der Verbreitung der beiden Formen und des Polymorphismus der apogamen Form zu erklären. Es ist aber, wie schon mehrfach angeführt worden ist, nicht zu erwarten, daß Experimente zur künstlichen Erzeugung solcher apogamer Bastarde rasch zu entscheidenden Resultaten führen werden. Freilich ist ja nicht ausgeschlossen, daß im Verlauf der Untersuchungen ein günstiger Zufall, wie er hie und da auch dem Biologen zu Hilfe kommt, vielleicht doch rasch zu einem günstigen Ergebnis führt. Pascher berichtet z. B. (1916, S. 229), daß er nach dem Mißlingen von über 120 Versuchen, Kopulationen der Gameten verschiedener *Chlamydomonas*-Arten zu erzielen, plötzlich in einem Versuche bis zu 3 % Fusionen zwischen artfremden Gameten erzielte und es ihm gelang, im Verlauf von 300 Versuchen zur Kreuzung der beiden beteiligten Arten 80 Heterozygoten zu isolieren, die dann Ausgangsmaterial für seine weitere so interessante Studie geworden sind.

Wohl eher als mit einem solchen günstigen Zufall wird aber damit gerechnet werden müssen, daß nur methodisch und an einem großen Material ausgeführte Versuche mit Kombination der Methoden künstlicher Entwicklungserregung und Bastardierung zum Ziele führen werden. Eine Vorbedingung für solche Versuche ist mit der bereits festgestellten leichten Auslösung künstlicher Entwicklungserregung der Eizellen erfüllt. Nach Ausarbeitung sicherer Methoden zur Erzeugung künstlicher generativer Parthenogenesis werden also, wiederum unter Anlehnung an die ausgebaute Versuchstechnik der zoologischen Forschung, auch die Untersuchungen über heterogene Befruchtung und die Natur der durch dieselbe erreichten Nachkommenschaft in Angriff genommen werden können. Ich verhehle mir dabei keineswegs, daß die Erreichung des Hauptzieles, die experimentelle Erzeugung eines sich apogam

fortpflanzenden Bastardes zwischen *Ch. crinita* und einer anderen Charaart, mit all den zu überwindenden Schwierigkeiten Jahre in Anspruch nehmen wird. Nur aus diesem Grunde schien es mir gerechtfertigt, schon jetzt die wichtigsten der bereits erreichten Ergebnisse in Verbindung mit der Skizzierung der weiteren Fragestellung mitzuteilen und mit den nachfolgenden Kapiteln zu Untersuchungen mit ähnlicher Fragestellung in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches anzuregen.

## 5. Zusammenfassung und Thesen.

Nachdem gezeigt worden ist, daß die Entstehung der diploiden, obligat parthenogenetischen *Chara crinita* ebensowenig als Folge künstlicher Entwicklungserregung der Eizellen haploider Pflanzen wie als Folge künstlicher Entwicklungserregung normal entstandener Zygoten unter Ausfall der Reduktion des diploiden Chromosomensatzes erfolgt sein kann, kommt als weitere Möglichkeit ihrer spontanen Entstehung nur noch diejenige einer Beeinflussung des Befruchtungsvorganges im Sinne einer Qualitätsänderung der Erbmasse der Zygote, vor allem Befruchtung mit artfremdem Sperma, in Frage. Die wichtigsten Grundlagen für die Hypothese eines hybriden Ursprunges der apogamen *Chara crinita*, sowie die Bedeutung dieser Annahme für die Erklärung der morphologischen Eigentümlichkeiten, der gegenwärtigen Verbreitung der beiden Formen sowie des Polymorphismus der apogamen Form seien nochmals in folgenden Sätzen resümiert:

1. Die Möglichkeit spontaner Kreuzung von Characeen ist an zahlreichen Standorten und für zahlreiche Arten durch das gesellige Vorkommen gegeben. Es ist möglich, daß die gleitenden Formenreihen zwischen einzelnen nahe verwandten Arten zum Teil aus Bastarden oder Nachkommen von Bastarden bestehen.

2. Das bloße Nebeneinandervorkommen verschiedener Arten führt nicht oder nur höchst selten zu Kreuzungen. Verzögerung oder gänzliches Ausbleiben der legitimen Befruchtung und damit die Entstehung überreifer Eizellen, namentlich an weiblichen Pflanzen diözischer Arten, vielleicht auch Beeinflussung der Empfängnisfähigkeit der Eizellen durch plötzliche Änderungen der Außenbedingungen (Temperaturänderungen, Konzentrationsänderungen in salzhaltigen Gewässern) können gelegentlich Kreuzungsbefruchtung erleichtern. Für künstliche Bastardierungsversuche ist daher ebenfalls eine Kombination der Methoden künstlicher Entwicklungserregung mit nachfolgender Bastardierung in Aussicht zu nehmen.

3. Die apogame *Chara crinita* wird an den meisten Standorten in Nord- und Südeuropa gesellig mit anderen Characeen vor-

kommend gefunden. An den beiden bis jetzt eingehender untersuchten Standorten der befruchtungsbedürftigen Form dagegen (Teich nächst der Gubacser Pußta bei Budapest und Lago di Pergusa bei Castrogiovanni in Sizilien) fehlen andere Characeen völlig oder kommen nur in so kleiner Menge vor, daß sie bis jetzt der Feststellung entgangen sind. Es scheint die haploide Stammform der *Chara crinita* an allen Standorten, an denen die Verhältnisse eine Kreuzung mit passenden anderen Arten möglich machten, verschwunden und nur die apogame Form übriggeblieben zu sein.

4. Als Eltern der apogamen *Chara crinita* kommen neben der haploiden *Ch. crinita* die an denselben Standorten vorkommenden, ebenfalls Brackwasser liebenden Arten in Frage, in südlichen Gegenden von diözischen Arten vor allem *Chara galioides* und *connivens,* von monözischen *Chara polyacantha* und *fragilis.* An nördlichen Standorten von diözischen Arten *Ch. aspera,* von monözischen *Ch. baltica* und *fragilis.*

Da die apogame *Ch. crinita* wahrscheinlich diploid ist, so muß, bei Annahme ihrer hybriden Entstehung, der Eizelle der weiblichen *Ch. crinita* mit ihrer haploiden Chromosomenzahl im Spermakern dieselbe oder eine nur wenig verschiedene Anzahl von Chromosomen zugeführt worden sein. Da *Ch. aspera* und vermutlich auch *Ch. galioides* und *connivens* mit der haploiden *Ch. crinita* in der Chromosomenzahl der Kerne übereinstimmen, ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß diese Arten den zweiten Elter gestellt haben. Monözische Arten kommen deswegen weniger in Betracht, weil nach früheren Untersuchungen sowohl einzelne Vertreter der Diplostichae *(Ch. foetida)* wie der Triplostichae *(Ch. fragilis)* wesentlich höhere Chromosomenzahlen aufweisen.

5. Die apogame *Ch. crinita* ist ein metromorpher Bastard, in dessen Ontogenie, unter Beibehaltung des durch die Kreuzung geschaffenen heterozygotischen diploiden Chromosomensatzes, die Formbildung in der Hauptsache durch den einen, wahrscheinlich weiblichen Chromosomensatz allein bedingt wird, der andere (männliche) dagegen latent bleibt.

6. Die stärkere vegetative Entwicklung, größere Üppigkeit und Reproduktionskraft der apogamen *Ch. crinita* gegenüber ihrer haploiden Stammform kann nicht nur als Wirkung der Verdoppelung der Chromosomenzahl, sondern auch als das Luxurieren eines Bastardes aufgefaßt werden. Die Annahme eines hybriden Ursprunges gibt eine verhältnismäßig einfache Erklärung für die jetzige starke Verbreitung der apogamen Form und das Verschwinden der geschlechtlichen Form von *Chara crinita.*

7. Äußere Faktoren haben, wie bei der Entstehung der apogamen Form, so auch bei deren Ausbreitung und der Verdrängung der ursprünglichen, haploiden Form nur indirekt eine Rolle gespielt. Das geht besonders aus dem Umstande hervor, daß in verschiedenen Ländern Südeuropas (z. B. Sizilien und Ungarn) die geschlechtlich haploide und die apogame diploide Form nebeneinander, also wohl in der Hauptsache unter ähnlichen äußeren Bedingungen vorkommen. An den nördlichen Standorten dagegen haben nach der Entstehung der apogamen Form die klimatischen Verhältnisse als weiteres Moment beschleunigend im Verdrängungsprozeß der haploiden Form mitgewirkt.

8. Die Entstehung des hypothetischen apogamen Bastardes braucht nicht an jedem seiner jetzigen Standorte erfolgt zu sein. Vielleicht hat sie nur sporadisch stattgefunden; die Orte direkter Erzeugung eines oder weniger Individuen der neuen Form können zu Ausbreitungszentren geworden sein. Durch die üblichen Verbreitungsmittel der Characeen (fließendes Wasser, Überschwemmungen, Wasservögel) hat sie, vermutlich im Verlaufe langer Zeiträume, ihre jetzige Verbreitung über weite Gebiete gefunden.

9. Eine Anzahl der bisher beschriebenen zahlreichen Formen der apogamen *Ch. crinita* sind nicht als bloße Standortsformen aufzufassen. Sie bleiben auch bei Kultur unter gleichartigen Bedingungen entweder im gesamten Habitus oder doch in einzelnen morphologischen Merkmalen, vor allem in der Sporengröße, verschieden und erblich konstant. Die Ursache ihres starken Polymorphismus kann, soweit er sich innerhalb der Population eines einzelnen Standortes oder eines kleineren Verbreitungsgebietes äußert, darauf beruhen, daß die beiden zur Kreuzung gekommenen Arten in verschiedenen erblichen Formen vorhanden gewesen sind. Die im Habitus sowie in den Sporenmaßen zum Ausdruck kommenden größeren Unterschiede der Formen aus Nord- und Südeuropa beruhen vielleicht darauf, daß sich die haploide *Ch. crinita* mit verschiedenen Arten gekreuzt hat und den verschiedenen Elternpaaren nun Gruppen verschiedener Formen der apogamen *Ch. crinita* entsprechen.

Sechstes Kapitel.

## Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie.

Während bis jetzt Keimbildung aus diploiden Eizellen nur für Pteridophyten und Angiospermen bekannt war, haben die besprochenen Untersuchungen an *Chara crinita* gezeigt, daß auch bei Algen nicht nur spontane Weiterentwicklung und Dauersporenbildung aus Isogameten und haploidkernigen Eizellen, sondern auch Sporenbildung aus diploiden Eizellen möglich ist. Wie bei den apomiktischen Pteridophyten und Angiospermen ist auch bei *Chara crinita* der Übergang zur habituellen Ausbildung diploider, entwicklungsfähiger Eizellen mit dem Verluste der geschlechtlichen Fortpflanzung verbunden. Diese Übereinstimmung läßt vermuten, daß auch noch in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches Geschlechtsverlust und Ausbildung diploider Eizellen offenbar in engstem Zusammenhang stehen werden. Sie gibt auch in Verbindung mit der Hypothese vom hybriden Ursprung der *Ch. crinita* Veranlassung zu einer Auseinandersetzung über Ähnlichkeiten und Unterschiede der ohne Befruchtung erfolgenden Entwicklungsvorgänge von Eizellen, welche bis jetzt zum Teil als Parthenogenesis, zum Teil als Apogamie beschrieben worden sind. Die sowohl von den bisherigen Definitionen Strasburgers und Winklers abweichenden neuen Definitionen und die vorgeschlagene Neueinteilung der als Parthenogenesis und Apogamie bekannt gewordenen Erscheinungen bedürfen einer eingehenden Begründung, die leider ohne einige Wiederholungen aus dem in der historischen Einleitung schon Gesagten nicht wohl abgeht.

Für die Unterscheidung apomiktischer Fortpflanzungsvorgänge in Parthenogenesis und Apogamie ist nach Winkler maßgebend, daß in den einen Fällen der Sporophyt aus einer Eizelle, in anderen aus einer oder mehreren Körperzellen des Gametophyten hervorgeht. Als weiterer Einteilungsgrund parthenogenetischer und apogamer Fortpflanzungsvorgänge dient ihm sodann die Chromosomenzahl der Kerne in den zum Ausgangspunkt neuer Entwicklung werdenden Zellen, nach welcher Parthenogenesis und Apogamie entweder generativer (haploid nach Hartmann) oder somatischer (diploid nach Hartmann) Natur sind.

Die Strasburgersche Trennung von Parthenogenesis und Apogamie erfolgt ausschließlich auf Grund der Unterschiede in den Chromosomenzahlen der Ausgangszellen. Parthenogenesis ist nach ihm nur die Entwicklung von Eizellen mit generativer (haploider) Chromosomenzahl, während alle Fortpflanzungsvorgänge aus Zellen mit diploider Chromosomenzahl, auch diejenigen aus Eizellen, der Apogamie einzureihen sind.

Mir scheint bei der Aufstellung dieser wie anderer Definitionen ein wesentlicher Punkt, das verschiedene Verhalten der als parthenogenetisch und apogam bezeichneten Pflanzen hinsichtlich normaler sexueller Fortpflanzung, übersehen worden zu sein. Das ist in Anbetracht der bis anhin ganz allgemein angenommenen allmählichen Entstehung der obligaten Parthenogenesis und Apogamie aus fakultativ apomiktischen Vorgängen auch leicht begreiflich. Die neuen Befunde an *Ch. crinita* haben nun aber ergeben, daß hier andere Zusammenhänge existieren, die für die Abgrenzung der Parthenogenesis von Apogamie maßgebend werden. So möchte ich Parthenogenesis nun definieren als die spontane oder durch äußere Einflüsse induzierte Entwicklung von Gameten (i. b. Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart. Eine größere Anzahl der bis jetzt als parthenogenetisch bezeichneten Pflanzen sind meiner Auffassung nach apogam. Apogamie ist, wie im Folgenden nachgewiesen werden soll, stets mit Geschlechtsverlust und Ausfall des Kernphasenwechsels verbunden und zu definieren als obligat apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen und somatischen Zellen di- oder polyploider Gametophyten.

## 1. Haploide und diploide Parthenogenesis in Pflanzen- und Tierreich.

Nach der Chromosomenzahl der Eikerne tritt Parthenogenesis in zwei Formen auf.

Unter haploider (generativer) Parthenogenesis verstehe ich, in Anlehnung an Winkler und Hartmann, die Weiterentwicklung von Gameten mit haploider Chromosomenzahl, deren Bildung eine normale Reduktionsteilung vorangegangen ist. Diese neue Umschreibung der haploiden Parthenogenesis deckt sich mit derjenigen der echten Parthenogenesis Strasburgers, der ebenfalls auf die Weiterentwicklung des Geschlechtsproduktes mit der ihm normal zukommenden haploiden Chromosomenzahl als Hauptkriterium abstellt.

Unter diploider (somatischer) Parthenogenesis verstehe ich die Weiterentwicklung von Gameten und Eizellen mit diploider

Chromosomenzahl, deren Bildung ohne Chromosomenreduktion erfolgt ist. Auch diese Form der Parthenogenesis ist, wie die generative Parthenogenesis, niemals ausschließliche Fortpflanzungsart, sondern im Entwicklungszyklus wiederum, in von Fall zu Fall wechselnder Weise mit Amphimixis kombiniert.

Haploide oder generative Parthenogenesis ist im Pflanzenreich zurzeit nur für solche Formen bekannt, welche noch keine weitgehende Differenzierung der beiderlei Geschlechtsprodukte aufweisen. Bei Änderung äußerer Bedingungen tritt sie bei Algen induziert auf. In der Natur kommt haploide Parthenogenesis gelegentlich oder habituell besonders bei solchen Formen vor, bei denen die Reduktionsteilung dem Vorgang der Zygotenbildung unmittelbar, d. h. im Keimungsprozeß, nachfolgt. In diesen Fällen wird eine normale Weiterentwicklung einer Gamete oder einer daraus hervorgegangenen Parthenospore ohne weiteres möglich sein, wenn dem Ausbleiben der Chromosomenverdoppelung auch keine Chromosomenreduktion nachfolgt und die Parthenospore sich mit der in ihrem Kern vorhandenen haploiden Chromosomenzahl weiterteilt. In cytologischer Hinsicht stehen also in solchen Fällen der Parthenogenese, resp. der Möglichkeit eines mit den äußeren Bedingungen wechselnden Verhaltens der Fortpflanzungszellen, keine Hindernisse entgegen.

Bei den höheren Pflanzen ist haploide Parthenogenesis bis jetzt weder in der Natur gefunden noch experimentell nachgewiesen worden. Dem Eintritt ihrer haploiden Eizellen in eine solche Entwicklung scheinen bedeutende Hindernisse entgegenzustehen. Sie hängen vielleicht mit der Schwierigkeit zusammen, die sonst diploide Hauptgeneration dieser Pflanzen mit haploider Chromosomenzahl durchzuführen. Im Tierreich scheint diese Schwierigkeit nicht vorhanden zu sein[1]). Dafür sprechen die Ergebnisse der vielen erfolgreichen

[1]) Die Fragen nach der somatischen Chromosomenzahl und der Art der Fortpflanzung der durch natürliche fakultative wie der durch künstliche Parthenogenese erzeugten Pflanzen und Tiere sind bis jetzt noch nicht völlig eindeutig beantwortet worden. Für die meisten der bis jetzt eingehender untersuchten Pflanzen und Tiere stehen diesen Feststellungen die Schwierigkeiten der Kultur und der Heranzucht geschlechtsreifer Individuen entgegen. Bei den Zoologen war während der ersten Phase der Parthenogenesisforschung die Vorstellung verbreitet, daß die reduzierte Chromosomenzahl, mit welcher das zur künstlichen Entwicklung angeregte Ei die Entwicklung antritt, durch Autoregulation im ersten Verlauf der Ontogenese zum doppelten Chromosomensatze erhöht werde. In neuerer Zeit ist in Zoologie und Botanik die Anschauung vorherrschend, daß solche autoregulative Vorgänge nach künstlicher Entwicklungserregung nicht eintreten und die Entwicklung der parthenogenetisch erzeugten Individuen mit der haploiden Chromosomenzahl des Eies durchgeführt wird oder durchzuführen versucht wird. Die Ausbildung normaler Fortpflanzungszellen durch solche parthenogenetisch erzeugte Individuen erscheint nur möglich, wenn sie unter Ausfall jeglicher Reduktion vor sich geht.

Versuche mit Erzeugung künstlicher Parthenogenesis in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Echinodermen, Arthropoden, Würmer und sogar der Vertebraten. In allen diesen Tierstämmen ist normalerweise die haploide Phase auf die Geschlechtszellen beschränkt. Sie ist also noch viel weiter reduziert als selbst bei den Angiospermen. Das ganze Soma des Tieres entspricht dem Sporophyten der Pflanzen und die Tatsache, daß dieses Soma in den verschiedensten Abteilungen des Tierreiches auch mit haploider Chromosomenzahl entwickelt werden kann, spricht gegen die Annahme, als wäre haploide Parthenogenesis nicht auch bei höheren Pflanzen möglich.

Für die Entwicklungsvorgänge von Eiern mit diploider Chromosomenzahl der Kerne ist bei der neuen Umgrenzung der Parthenogenesis die Bezeichnung diploide (somatische) Parthenogenesis nur beizubehalten, sofern den betreffenden Organismen noch die Fähigkeit zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung zukommt.

Gegenüber der Strasburgerschen Auffassung jeder Entwicklung von Eizellen mit diploider Chromosomenzahl als Apogamie, haben A. de Candolle (1905) und Winkler (1908) mit Recht darauf hingewiesen, daß das diploide Ei, trotz seiner Chromosomenzahl, als Ei zu gelten habe und da es sich ohne Befruchtung weiterentwickle, diese Entwicklung als Parthenogenesis zu bezeichnen sei. Winklers Bezeichnung ist daher auch von verschiedenen Forschern, auf zoologischer Seite z. B. von Hertwig (1912, S. 354) akzeptiert worden. In früheren Publikationen (vgl. Ernst 1909, 1913 a und b) habe ich dieselbe ebenfalls für die Entwicklung der diploiden Eizellen von *Burmannia* und *Balanophora* wie für die entsprechenden Entwicklungsvorgänge bei Blütenpflanzen überhaupt gebraucht. Nach meiner jetzigen Auffassung allerdings ist vorläufig eine Beschränkung dieser Bezeichnung auf Fälle natürlicher Parthenogenesis im Tierreich notwendig. Die Fälle habitueller Keimbildung aus unbefruchteten diploidkernigen Eizellen bei den höheren Pflanzen, wie einige ähnliche Vorgänge bei den niederen Pflanzen, z. B. *Chara crinita,* sind dagegen nicht mehr der diploiden (somatischen) Parthenogenesis beizurechnen, sondern als Fälle der Apogamie von derselben abzutrennen. Die Gründe dafür treten bei Besprechung einer Anzahl typischer Beispiele natürlicher Parthenogenesis und Apogamie aus Tier- und Pflanzenreich scharf hervor.

## 2. Der Verlauf der Tetraden- und Reduktionsteilung bei diploider Parthenogenesis und ovogener Apogamie.

Die Merkmale, auf Grund welcher die Gruppierung der Entwicklungsvorgänge unbefruchteter Eier bis jetzt vorgenommen

worden ist, beziehen sich ausschließlich auf die Chromosomenzahl der Gametenkerne und den Verlauf der ihrer Entstehung vorausgehenden Reduktions- und Tetradenteilungen. Es ist nicht zu verkennen, daß in dieser Hinsicht weitgehende, innerhalb der Grenzen des mikroskopischen Erkennens in einzelnen Punkten vielleicht völlige Übereinstimmung zwischen somatischer Parthenogenesis und ovogener Apogamie existiert. Auf die Feststellung des haploiden und diploiden Charakters von Eizellen in Fällen befruchtungsfreier Entwicklung ist bis vor einigen Jahren in der Botanik

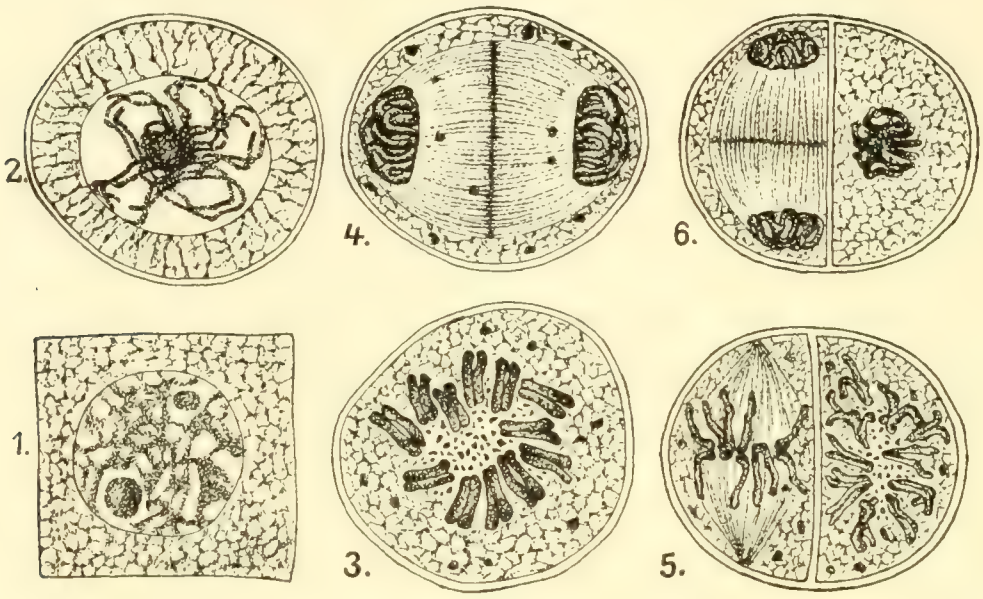



Fig. 39. Pollenmutterzellen von *Lilium* in Teilung. *1.* Sonderung der Chromosomen bei den Vorbereitungen zur ersten Kernteilung. *2.* Doppelfaden-Knäuel in Segmentierung begriffen. *3.* Kernplatte mit 12 Doppelchromosomen (Gemini). *4.* Anlage der Tochterkerne und Vorbereitung zur ersten Zellteilung. *5.* Kernspindeln in den beiden Tochterzellen. *6.* Ausbildung der Enkelzellen nach Verlauf der zweiten Kernteilung. Schematisiert, zum Teil nach Strasburger; aus Ernst (1913, S. 244, Fig. 2).

größeres Gewicht gelegt worden als in der Zoologie. Während beim Studium der Entstehung parthenogenetischer Eier von Tieren vielfach nur die Entstehung der Richtungskörperchen verfolgt wurde, haben die Botaniker seit der grundlegenden und vorbildlichen Untersuchung von Juel an *Antennaria* die Beziehungen zwischen den Kern- und Zellteilungen der mit den tierischen *Oocyten* vergleichbaren Embryosackmutterzellen festgestellt. Es hat sich dabei ergeben, daß die schon bei normal geschlechtlichen Metaphyten nicht allzu seltene Abkürzung oder völlige Unterdrückung der Tetradenteilung, bei den ovo-apogamen Angiospermen besonders häufig und stets mit unregelmäßigem Verlauf oder Ausschaltung der Reduktions-

teilung kombiniert ist. So geht z. B. bei normal geschlechtlichen *Thymelaeaceae,* darunter auch der *Wikstroemia canescens,* aus der Teilung der Embryosackmutterzelle die typische Anzahl von vier Enkelzellen (Makrosporen, Embryosäcke) hervor; bei der ovoapogamen *W. indica* dagegen werden ohne Reduktionsteilung nur zwei Zellen gebildet (vgl. Strasburger, 1909a, S. 68; 1910b, S. 400). Eine Vierteilung der Embryosackmutterzelle kommt auch den normal geschlechtlichen Vertretern der *Compositae* zu (vgl. Juel, 1905, S. 13 und Rosenberg, 1906, S. 158). Die ovoapogamen Formen dagegen zeigen nur eine Zweiteilung und bei *Antennaria alpina* (Juel, 1900b, S. 35) unterbleibt überhaupt jede Teilung der Embryosackmutterzelle. Aus ihr geht direkt die apogame Embryosackanlage hervor, die ebenfalls den diploiden Kern der Embryosackmutterzelle übernimmt.

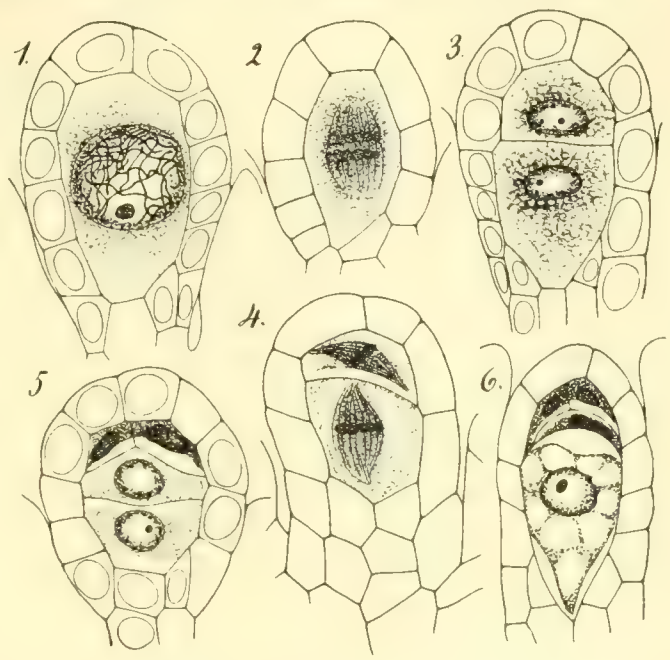



Fig. 40. Stadien aus dem Verlaufe der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle in jungen Samenanlagen von *Burmannia.* *1.* Nucellus einer Samenanlage mit großer Embryosackmutterzelle und epidermaler Zellschicht. *2–5.* Verlauf der beiden Kern- und Zellteilungen. *6.* Verdrängung der drei oberen Tetradenzellen durch die zum Embryosack auswachsende unterste Zelle. Nach Ernst und Bernard (1912, Taf. 16, Fig. 1, 3, 6, 7, 9 und 14).

Ein gleiches Verhalten ist auch für die Mehrzahl der Samenanlagen der apogamen *Burmannia coelestis* nachgewiesen worden (vgl. Ernst, 1909, und Ernst und Bernard, 1909—1912, 12. S. 238), während bei den normal geschlechtlichen *Burmannia*-Arten, *B. candida* und *Championi,* mit der Reduktionsteilung auch ein vollständiger Verlauf der Tetradenteilung unter Bildung einer typischen Zelltetrade verknüpft ist. Daneben gibt es allerdings auch unter den apogamen Angiospermen Fälle, wie denjenigen der ovoapogamen *Saururacee Houttuynia cordata* (vgl. Shibata und Miyake, 1908, S. 142), bei welchen auf den ersten Kernteilungsschritt der Embryosackmutterzelle in der unteren der beiden Tochterzellen noch ein zweiter vollständiger Teilungsschritt nachfolgt und erst aus einer der beiden Enkelzellen wieder die gewohnte, aber ebenfalls diploide Embryosackbildung eintritt. Diese Verschiedenheiten zeigen, daß die Ausschaltung des Reduktionsvorganges die ererbte

Teilungsart der Embryosackmutterzelle nicht ausschließt. Daß in der Regel aber eine Einschränkung dieser Teilungen erfolgt, ist verständlich, da ja der Prozeß der Vierteilung an das Wesen der Reduktionsteilung selbst geknüpft ist.

Diese Befunde bei höheren Pflanzen ließen erwarten, daß bei den mit der Tetradenteilung pflanzlicher Embryosackmutterzellen vergleichbaren Teilungsvorgängen der tierischen Oocyten die Beziehungen zwischen Bildung der Richtungskörperchen und Reduktionsteilung bei normal geschlechtlichen und bei parthenogenetischen Formen verschiedener Art sein könnten. Im besonderen war zu erwarten, daß auch im Tierreich Verkürzung der Tetradenteilung, kombiniert mit normalem Verlauf der heterotypischen Teilung und anderseits normaler Verlauf der Tetradenteilung mit Ausfall der Reduktion möglich sei. Dies ist nun wirklich auch der Fall.

Was zunächst den Verlauf der Tetradenteilung (Teilung der Oocyte in Ei und Richtungskörperchen) anbetrifft, so liegen die Verhältnisse bei Tierformen mit parthenogenetischer Eientwicklung recht verschieden. Es möge genügen, als Belege einige wenige Beispiele zu zitieren. Die Insekten *Bacillus rossii* (v. Baehr, 1907, S. 187), *Rhodites rosae*, verschiedene *Tentredinidae* geben bei Anlage ihrer parthenogenetischen Eier zwei Richtungskörperchen ab. Bei den Blattläusen ist die Bildung der parthenogenetischen Eier von der Bildung nur eines Richtungskörperchens begleitet und bei *Hydatina senta* schließlich tritt bei den auf parthenogenetischem Wege Männchen erzeugenden Eiern ein, bei den Weibchen erzeugenden dagegen überhaupt kein Richtungskörperchen mehr auf. Das eingehende Studium der Eireifung hat aber, im Gegensatz zu den Befunden bei den „parthenogenetischen" Angiospermen, ergeben, daß ganz unabhängig vom Verlauf der Richtungskörperbildung die Reduktionsteilung bald eintritt, bald ausbleibt. Im ersten Fall erfolgt die Entwicklung haploider, im letzteren diploid-kerniger Eier. Unter den Fällen natürlicher Parthenogenese im Tierreich kommt also sowohl haploide (generative) wie diploide (somatische) Parthenogenesis vor.

Natürliche haploide Parthenogenesis liegt im Tierreich nach den Untersuchungen von *Meves* (1907) bei Bienen, Hummeln und Wespen vor. Ihre Männchen gehen aus unbefruchteten Eiern hervor, die ihre Entstehung einer Reduktionsteilung mit Ausfall der Polzellenbildung verdanken oder in botanischer Ausdrucksweise aus einer Oocyte unter Durchführung der heterotypischen Kernteilung, aber unter Ausfall der Tetradenbildung, entstehen. Besonders eigentümlich ist dieser Fall haploider Parthe-

nogenesis deshalb, weil aus den parthenogenetischen Eiern nur Männchen hervorgehen, diese also nur die halbe Chromosomenzahl der aus befruchteten Eiern hervorgehenden Weibchen aufweisen. Trotz dieser eigenartigen Verschiedenheit zwischen Männchen und Weibchen sind nach den Feststellungen von Meves und Duesberg (1908) dennoch normale Befruchtungsvorgänge möglich. Bei der Ausbildung der Geschlechtsprodukte der Drohnen werden nämlich durch die doppelte Teilung der Spermatocyten

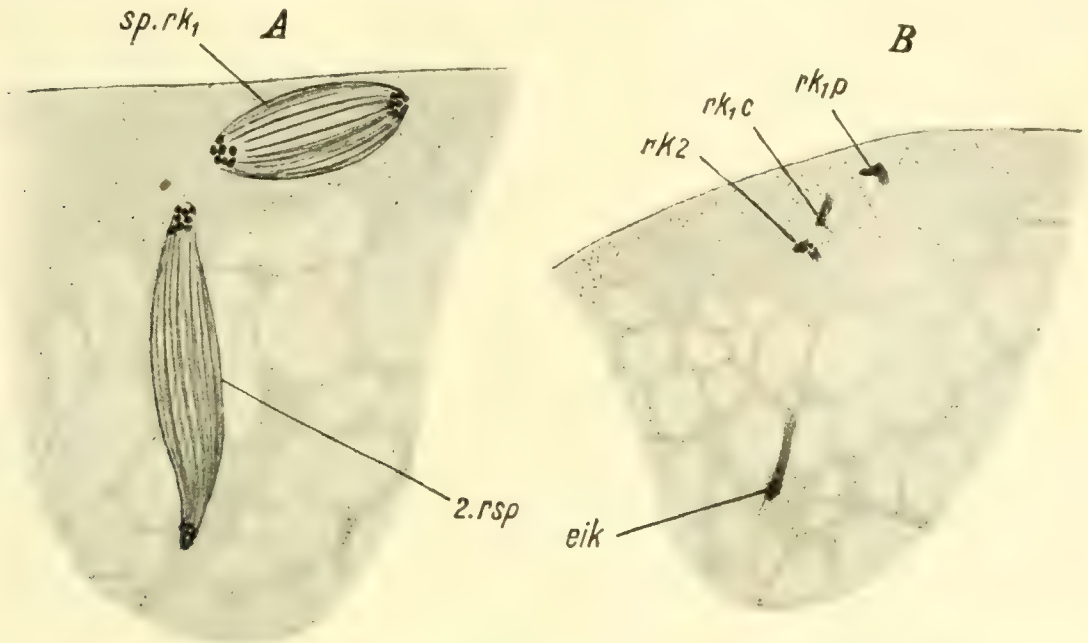



Fig. 41. Stadien aus dem Verlaufe der Reifungsteilungen im Drohnenei von *Apis mellifica*. *A*. Stadium mit zwei Tochterspindeln, von denen die äußere derjenigen entspricht, welche normalerweise zur Bildung der ersten Polzelle führt, während die mehr nach innen liegende im gewöhnlichen Verlauf der Reifungsteilungen den Kern der zweiten Polzelle und den Eikern liefert. *B*. Ei mit vier Gruppen von Chromosomen, von denen die drei peripher gelegenen den Kernen der drei Polzellen entprechen, die vierte zum Eikern wird. *sp. rk*$_1$ und *2. rsp* erste und zweite Richtungsspindel, *rk*$_1$*p*, *rk*$_1$*c* und *rk2* Chromosomengruppen, aus denen die Kerne der nicht zur Abschnürung kommenden Polzellen entstehen würden. *eik* Eikern. Nach Petrunkewitsch, aus Hertwig (1912, S. 306, Fig. 281 C und D).

nicht Gruppen von vier gleich großen Spermatiden, sondern nur eine große Spermatide und zwei winzig kleine Zellchen gebildet. Mit Rücksicht auf Größe und Entstehung sind dieselben den Richtungskörperchen oder Polzellen der tierischen Eier und den zu verdrängenden Enkelzellen der Makrosporen-Mutterzellen bei Pflanzen zu vergleichen. In der männlichen Sphäre der Pflanzen haben sie ein Analogon in den Vorgängen der Pollenbildung von *Carex*, bei welchen nach Juel (1900a) an Stelle einer Tetrade ebenfalls nur ein Pollenkorn mit drei degenerierenden Kernen gebildet wird.

Das der ersten Polzelle der Oocyte vergleichbare Protoplasmaklümpchen an der Oberfläche der Spermatide bleibt kernlos und die ungeteilt bleibende Spindel geht für kurze Zeit wieder in den bläschenförmigen Kern über. Der zweite Teilungsschritt des Kerns vollzieht sich als eine Äquationsteilung und erzeugt zwei ungleich große Schwesterzellen, von denen sich die große in eine Spermatide umwandelt, die kleinere dagegen als „zweites Richtungskörperchen" im Verlauf der Entwicklung früher oder später degeneriert. Diese Eigentümlichkeiten der Spermatogenese hangen, wie Meves, auch nach der Ansicht von Hertwig (1912, S. 308) mit Recht ausführt, damit zusammen, daß die Drohnen liefernden Eier nur einen redu-

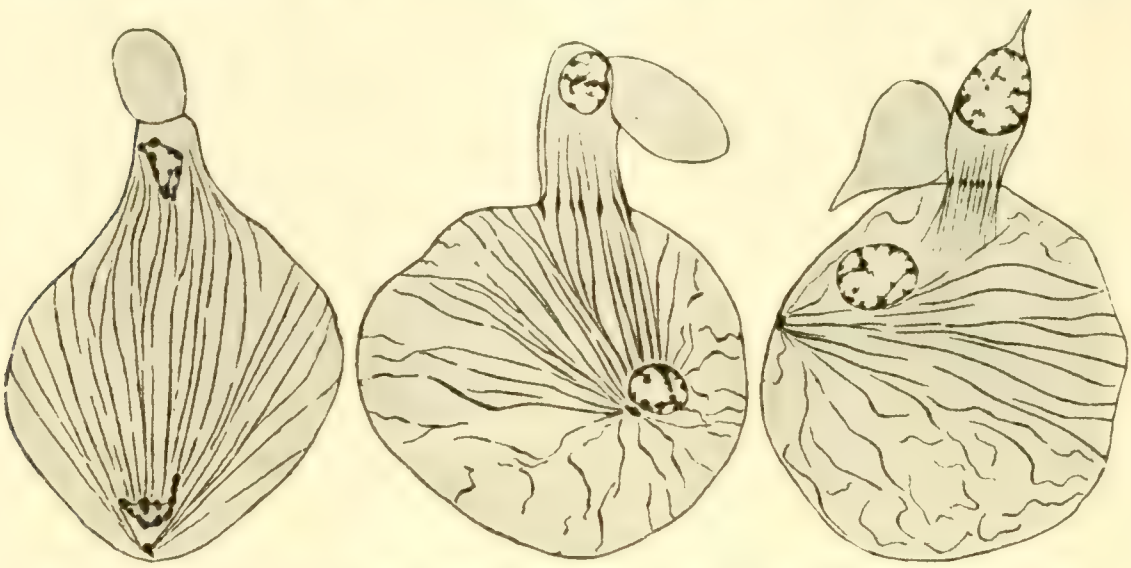


Fig. 42. Stadien aus dem Verlauf der zweiten Reifungsteilung der Spermatocyten von *Apis mellifica*. Nachdem die erste Reifungsteilung zur Ausstoßung eines Richtungskörpers in Gestalt eines kernlosen Plasmaballens geführt hat, wird bei der zweiten Teilung nach einer Äquationsteilung des Kerns eine kernhaltige zweite Polzelle erzeugt. Nach Meves, aus Hertwig (1912, S. 308, Fig. 285-287).

zierten Kern mit halber Chromosomenzahl und halber Chromatinmasse enthalten. Die aus ihnen hervorgehenden Individuen weisen demnach in allen Zellen ebenfalls Kerne mit der reduzierten oder haploiden Chromosomenzahl auf. Da dies auch für die Spermatocyten zutrifft, muß bei der Bildung der Spermatiden naturgemäß eine weitere Reduktion ausbleiben, wenn die Äquivalenz zwischen Samenkern und Kern der befruchtungsbedürftigen Eizelle, aus denen Königinnen und Arbeitsbienen entstehen sollen, gewahrt bleiben soll.

### 3. Unterschiede im Verhältnis von Parthenogenesis und Apogamie zu Amphimixis und Apomixis.

Die Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen über Oogenese und Spermatogenese bei Bienen und Hummeln sind deswegen

besonders bemerkenswert, weil sie zeigen, daß haploide Parthenogenesis und damit die natürliche Entwicklung einer sonst diploiden Generation mit der haploiden Chromosomenzahl keinen Geschlechtsverlust der haploid gewordenen Generation zur Folge zu haben braucht und haploid kernige Individuen befähigt sein können, durch Unterdrückung der Reduktionsteilung in ihren Gamocyten wiederum normale, funktionsfähige Geschlechtszellen zu erzeugen, die sich mit den durch Reduktion entstandenen weiblichen Gameten diploider Individuen in normaler Befruchtung vereinigen können. In Analogie zu diesem merkwürdigen Fall natürlicher haploider Parthenogenesis könnte also auch in Fällen künstlicher haploider Parthenogenesis die Bildung normaler Geschlechtszellen möglich werden. Daß nach Einleitung künstlicher Parthenogenese haploidkerniger Eier eine völlige Ontogenese durchgeführt werden kann und zur Bildung von geschlechtlich differenzierten Individuen führt, haben die Experimente von Delage (1908, 1909) ergeben[1]). Es ist ihm gelungen, aus den durch Einwirkung von Salzsäure und Ammoniak zu parthenogenetischer Entwicklung angeregten Seeigeleiern zwei fast geschlechtsreife Seeigel heranzuziehen. Die Genitaldrüsen des einen waren noch zu wenig entwickelt um eine sichere Geschlechtsbestimmung möglich zu machen, schienen aber dem männlichen Geschlechte anzugehören; diejenigen des zweiten enthielten dagegen zahlreiche und vollständig entwickelte Spermatozoen. Damit ist für die Seeigel-Eier, wie Delage schreibt, erwiesen, „que la parthénogenèse expérimentale peut donner des mâles. Rien n'indique encore qu'elle puisse donner des femelles". Völlig ausgeschlossen ist letzteres wohl noch nicht, sind doch, wie Delage in einem Nachsatz ebenfalls hervorhebt, „dans les produits de la parthénogenèse naturelle, chez les animaux ou elle existe, les mâles beaucoup moins fréquents que les femelles".

Mit diesen Befunden bei den Seeigeln einigermaßen vergleichbare Resultate liegen nach den Mitteilungen von Siebold, vielleicht auch bei der Parthenogenesis von *Bombyx Mori* vor. Bei einem der (1856, S. 133—34) beschriebenen Versuche wurden aus 544 Eiern jungfräulicher Seidenspinner 274 Räupchen erhalten, von denen 12 zum Einspinnen gebracht wurden. Sie lieferten 11 Schmetterlinge, 7 Männchen und 4 Weibchen. Drei dieser Weib-

[1]) Es muß dahingestellt bleiben, ob hier und in anderen Fällen künstlicher Parthenogenese tierischer Eier, vielleicht auch im nachfolgend besprochenen Fall der Parthenogenesis von *Bombyx mori*, wirklich haploide und nicht diploide Parthenogenesis vorliegt. Aus der Literatur ist zu ersehen, daß z. B. die Reifungsteilungen der Seeigeleier erst sehr spät vor sich gehen. Die Möglichkeit ist also vorhanden, daß ein größerer oder kleinerer Teil der Eier mit noch unreduzierten Kernen zur Entwicklung veranlaßt wird und vielleicht gerade die entstehenden diploiden parthenogenetischen Keime sich besonders lebenskräftig erweisen.

chen wurden zur Ablage unbefruchteter Eier isoliert, die sich sämtlich als nicht lebensfähig erwiesen. Das vierte parthenogenetisch entstandene Weibchen paarte sich mit einem der sieben aus den unbefruchteten Eiern hervorgegangenen Männchen. Die nach dem Begattungsakt von diesem Weibchen gelegten Eier waren größtenteils lebensfähig und lieferten im nächsten Jahre schöne Raupen. Von den weiteren sechs Männchen wurden zwei zur Begattung mit anderen gewöhnlichen Seidenspinner-Weibchen benutzt, die hernach ebenfalls lebens- und entwicklungsfähige Eier legten. Aus diesem und anderen der von Siebold mitgeteilten Versuche dürfte, sofern sich die Ergebnisse bei Nachuntersuchungen bestätigen, hervorgehen, daß auch bei *Bombyx Mori* aus unbefruchteten Eiern männliche und weibliche Individuen hervorgehen können, die wiederum zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt sind.

Für gewisse Arthropoden, bei welchen geschlechtliche Fortpflanzung und Parthenogenese im Entwicklungskreis zeitlich miteinander abwechseln, ist festgestellt worden, daß aus unbefruchteten Eiern sich nicht nur Weibchen, sondern zu bestimmten Zeiten auch Männchen entwickeln. Eier, die als Geschlechtsprodukte weiblichen Charakter zur Schau tragen, der sich zunächst auch in der Bildung von neuen Weibchen offenbart, können also später eine sexuelle Umstimmung erfahren, die sie alsdann, ebenfalls ohne Befruchtung, zur Erzeugung von Männchen befähigt. Das gilt auch für eine Anzahl von Fällen, in denen sicher nicht haploide, sondern diploide Parthenogenesis vorliegt. Bei den von Stevens (1905) und den von Baehr (1909) studierten Blattläusen (Aphiden) geht die parthenogenetische Entwicklung von Eiern vor sich, die ohne Reduktionsteilung erzeugt wurden, somit die diploide Chromosomenzahl führen. Ähnliche Verhältnisse liegen auch vor bei den von Fries (1910) studierten parthenogenetischen Generationen der *Artemia salina* und der von Doncaster (1910) untersuchten Gallwespe *Neuroterus lenticularis*. Aus den befruchteten Eiern der letzteren entstehen im Frühjahr nur Weibchen, von denen dann ein Teil ausschließlich männlich, ein Teil nur weiblich disponierte Eier produziert. Diese Eier, welche die diploide Chromosomenzahl führen, entwickeln sich ohne Befruchtung. Die parthenogenetisch erzeugten Männchen und Weibchen bilden dagegen haploidkernige Eier und Spermatozoen auf dem Wege der Reduktionsteilung. In diesen wie in einigen anderen Fällen wird also die Ausbildung einer oder mehrerer parthenogenetisch entstehender und sich wiederum parthenogenetisch fortpflanzender Generationen zwischen die Erzeugung von Individuen mit befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Fortpflanzungszellen eingeschaltet.

Bei Blattläusen, Rädertierchen usw. ist die parthenogenetische Fortpflanzung gewissermaßen eine Saisonerscheinung. Während der günstigen Jahreszeit folgen mehrere bis zahlreiche parthenogenetische Generationen aufeinander. Die betreffende Tierart ist während dieser Zeit nur durch Weibchen vertreten, die wiederum Weibchen erzeugen. Schließlich treten aber neben Weibchen, die befruchtungsbedürftige Eier erzeugen, auch wieder Männchen auf und der parthenogenetischen Fortpflanzung folgen Befruchtungsvorgänge nach.

So sehen wir also, daß drei Formen parthenogenetischer Fortpflanzung im Tierreich, künstliche haploide Parthenogenesis, wie natürliche haploide und diploide Parthenogenesis in keiner Weise mit einer Schwächung oder gar einer völligen Einbuße der geschlechtlichen Fortpflanzung verbunden sind. In welcher Weise auch die parthenogenetische Fortpflanzung zustande kommen mag, die parthenogenetisch entstehenden Eier sind immer noch zu sexuellen Umstimmungen befähigt. Der Entwicklungszyklus dieser Tiere führt immer wieder zur Bildung von Individuen, die im geschlechtsreifen Zustande zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt sind. Ein Verlust in der Erzeugung des einen Geschlechtes tritt nicht ein und der Ausbildung normaler, haploider Gameten und ihrer Vereinigung im Befruchtungsakt steht in keinem der drei Fälle etwas entgegen.

Zu diesen Feststellungen über das Verhältnis künstlicher und natürlicher Parthenogenesis zur sexuellen Fortpflanzung im Tierreich stehen die Befunde bei Pflanzen mit habitueller Entwicklung diploider Eizellen in starkem Gegensatz. Bei den vermeintlich diploid parthenogenetischen Pflanzen handelt es sich nicht um einen Fortpflanzungsmodus einzelner Individuen oder einzelner Entwicklungsstadien in einem größeren Entwicklungszyklus, sondern um eine die sexuelle Fortpflanzung ersetzende Fortpflanzungsform der betreffenden Art überhaupt. Das ist nicht nur bei den Angiospermen, von welchen eine größere Anzahl genau untersucht worden sind, sondern sicher auch bei zahlreichen niederen Pflanzen der Fall. Das gilt für *Marsilia,* verschiedene *Selaginellaceae* und namentlich für *Polypodiaceae,* bei denen vielfach diejenige Form der Apomixis vorliegt, welche von Strasburger als Ovoapogamie, von Winkler als somatische Parthenogenesis und somatische Apogamie bezeichnet worden ist. Bei Algen kommt diese Art der Fortpflanzung außer bei *Ch. crinita* wohl auch für einzelne *Zygnemaceae,* vielleicht auch für *Fucaceae* in Frage.

Sämtliche bis jetzt eingehend untersuchte Pflanzen mit spontaner Entwicklung diploider Eier weisen ausnahmslos eine starke

Schwächung oder noch häufiger einen völligen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung auf. Diözischen Formen, wie der diploiden *Chara crinita*, ebenso *Antennaria alpina* usw. fehlen die männlichen Pflanzen vollständig. Bei monözischen Formen ist die Unmöglichkeit einer Bestäubung und Befruchtung schon durch die abnorme und selten zu Ende gehende Entwicklung der männlichen Organe und Zellen angezeigt.

Charakteristisch für alle diese Fälle ist

a) der Verlust der Fähigkeit zur Amphimixis. Männliche Pflanzen diözischer Arten, männliche Sexualorgane monözischer oder zwitteriger Arten fehlen vollständig oder liefern keine funktionsfähigen Gameten.

b) der Generationswechsel dieser Pflanzen ist nicht mit einem Wechsel der Chromosomenzahl verbunden. Die Reduktionsteilung unterbleibt und die Gametophytengeneration wird mit einer Chromosomenzahl durchgeführt, welche zum mindesten die ursprünglich dem Sporophyten zukommende ist. Die Eizellen dieser Pflanzen sind weder befruchtungsbedürftig, noch, soweit dies bis jetzt experimentell untersucht worden ist, befruchtungsfähig.

Die durchgehende Kombination spontaner Entwicklung mindestens diploidkerniger Eier und Einbuße der Amphimixis zeigt, daß hier eine von wirklicher Parthenogenesis prinzipiell verschiedene Art der Fortpflanzung vorliegt. Haploide (generative) und diploide (somatische) Parthenogenesis sind Fälle fakultativer Apomixis normal geschlechtlicher Organismen. Die genannten Entwicklungsvorgänge bei Pflanzen dagegen sind der obligaten Apomixis einzureihen, für deren verschiedene Formen, Apogamie, Aposporie und ausschließlich vegetative Propagation, völliger Geschlechtsverlust typisch ist.

Die vermeintlichen Fälle natürlicher somatischer Parthenogenesis im Pflanzenreich sind der hier entwickelten Anschauung zufolge als Apogamie aufzufassen. Diese ist zu definieren als obligat apomiktische Keimbildung aus Zellen di- oder heteroploider Gametophyten, oder unter Berücksichtigung unserer Hypothese von deren hybridem Ursprung, als die apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen oder anderen Zellen von Gametophyten mit diploiden, von den beiden Eltern herstammenden Chromosomensätzen. Die häufigste Form dieser Apogamie, die ovogene Apogamie (Ooapogamie Straßburgers), zeigt in ihrem Verlaufe weitgehende Anklänge an die Erscheinungen der somatischen Parthenogenesis. Während aber diese, wie auch die künstliche und die natürliche generative Parthenogenesis keinen Ge-

schlechtsverlust der parthenogenetisch entstandenen Nachkommen erfahren haben, ist für die ovogene Apogamie Geschlechtsverlust typisch. Die apogame Entwicklung ist als eine Teilerscheinung der durch Artkreuzung bewirkten vielfachen Störungen in der sexuellen Sphäre von Bastarden aufzufassen.

## 4. Zusammenfassung und Thesen.

Die bisherige Terminologie der ohne Befruchtung erfolgenden Entwicklungsvorgänge von Eizellen und die Unterscheidung von Parthenogenesis und Apogamie beruhte ausschließlich auf morphologischen Merkmalen (Eizelle oder vegetative Zellen, haploide oder diploide Chromosomenzahl) der keimbildenden Zellen. Das verschiedene Verhalten der als parthenogenetisch und apogam bezeichneten Pflanzen und Tiere hinsichtlich ihrer Befähigung zu normaler sexueller Fortpflanzung ist unberücksichtigt geblieben, hauptsächlich wohl aus dem Grunde, weil bis jetzt ganz allgemein eine allmählige Entstehung der obligaten Parthenogenesis und Apogamie aus fakultativ apomiktischer Fortpflanzung und damit das Vorkommen von Übergangsformen angenommen worden ist. Nachdem die neuen Befunde bei *Chara crinita* in dieser Richtung ganz andere Zusammenhänge aufgedeckt haben, werden auf Grund der vorstehenden Ausführungen für Parthenogenesis und Apogamie die nachfolgenden Definitionen vorgeschlagen:

1. Parthenogenesis ist die autonome oder durch äußere Einflüsse induzierte apomiktische Entwicklung von Gameten (insbesondere von Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart. Nach der Chromosomenzahl der Kerne und nach den Umständen des Auftretens sind zu unterscheiden:

a) haploide (generative) Parthenogenesis. Entwicklung von Eizellen mit haploid chromosomigem Kern, dessen Entstehung eine normale Reduktionsteilung vorausgegangen ist;

*α*) natürliche haploide Parthenogenesis. Infolge Beeinflussung der Gameten durch äußere Faktoren gelegentlich bei niederen Pflanzen, im Wechsel mit Amphimixis im Entwicklungszyklus von Tieren, insbesondere Insekten, auftretend;

*β*) künstliche haploide Parthenogenesis. Entwicklungserregung normal entstandener Eizellen von Pflanzen und Tieren (z. B. Fucus, Echinodermen). Sie führt zur Ausbildung sexuell differenzierter, haploidkerniger Nachkommen;

b) diploide (somatische) Parthenogenesis. Autonome oder induzierte Weiterentwicklung von Eizellen mit diploidem Kern, deren Bildung ohne Chromosomenreduktion erfolgt ist;

α) natürliche diploide Parthenogenesis. Im Wechsel mit Amphimixis im Tierreich (z. B. bei Blattläusen, Gallwespen usw.) nachgewiesen;

β) künstliche diploide Parthenogenesis ist bis jetzt weder bei Tieren noch bei Pflanzen erhalten worden.

2. Zusammen oder an Stelle künstlicher haploider und diploider Parthenogenesis, namentlich bei höheren Pflanzen, mit ihrem stark reduzierten Gametophyten ist auch das Vorkommen von Keimbildung aus vegetativen Zellen des Gametophyten als Folge spontaner Störungen der Fortpflanzungserscheinungen einzelner Individuen von sonst normal amphimiktischen Pflanzenarten denkbar. Bei den Farnen (vgl. Kap. VII C) sind einige solche, allerdings noch nicht völlig aufgeklärte Vorkommnisse bereits beschrieben worden. Da auch bei dieser Art der Fortpflanzung kein eigentlicher Geschlechtsverlust vorzuliegen braucht, gehört sie, wie die Parthenogenesis, nicht der obligaten, sondern nur der gelegentlichen oder fakultativen Apomixis an. Die Winkler-Hartmannschen Bezeichnungen haploide (generative) und diploide (somatische) Apogamie sind auf dieselben ebenfalls nur mit dem Zusatz fakultativ oder gelegentlich anwendbar. Besser allerdings wäre es meiner Ansicht nach, die Bezeichnung Apogamie völlig für bestimmte Fälle erblich apomiktischer Fortpflanzung zu reservieren und für die obengenannten Fortpflanzungsmöglichkeiten eine neue Bezeichnung, haploide und diploide Pseudo-Parthenogenesis oder somatische Embryonie an haploiden oder diploiden Gamobionten einzuführen, je nachdem es sich um Embryobildung aus haploid- oder diploidkernigen vegetativen (somatischen) Zellen eines Gametophyten handelt.

3. Bei der Mehrzahl der bis jetzt als diploid parthenogenetisch beschriebenen Pflanzen handelt es sich nicht um einen apomiktischen Fortpflanzungsmodus einzelner Individuen oder einzelner Entwicklungsstadien eines größeren Entwicklungszyklus, sondern um einen an die Stelle der ursprünglichen geschlechtlichen Fortpflanzung der betreffenden Art getretenen Fortpflanzungsmodus. Sie sind charakterisiert durch starke Schwächung oder völligen Verlust der Fähigkeit zur Amphimixis und durch die Durchführung ihres Generationswechsels ohne Änderung der Chromosomenzahl. Während haploide (generative) und diploide (somatische) Parthenogenesis als Fälle fakultativer Apomixis normal geschlechtlicher Organismen zu bezeichnen sind, gehören sie der obligaten Apomixis an, für deren verschiedene Formen, Apogamie, Aposporie und ausschließlich vegetative Propagation völliger Geschlechtsverlust typisch ist.

4. Apogamie ist die obligat apomiktische Keimbildung aus Zellen di- oder heteroploider Gametophyten;

a) ovogene Apogamie liegt vor, wenn der apomiktische Keim aus der Eizelle,

b) somatische Apogamie, wenn er aus einer oder mehreren somatischen Zellen des Gametophyten seinen Ursprung nimmt.

Unter Berücksichtigung der Hypothese vom hybriden Ursprung der apogamen Pflanzen ist Apogamie die apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen oder anderen Zellen von Gametophyten mit diploiden, von den beiden Eltern herstammenden Chromosomensätzen. Apogame Entwicklung ist eine Teilerscheinung der durch Artkreuzung bewirkten vielfachen Störungen in der sexuellen Sphäre von Bastarden.

Siebentes Kapitel.

## Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs.

Die aus den Befunden bei *Chara crinita* hervorgegangenen Anschauungen über die Unterschiede zwischen Parthenogenesis und Apogamie und die als Arbeitshypothese aufgestellte Annahme eines hybriden Ursprunges der vermeintlich parthenogenetischen, in Wirklichkeit aber apogamen *Ch. crinita* weisen auch der experimentellen Erforschung der Fortpflanzungsvorgänge in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches eine neue Bahn. Sie veranlassen, Umschau zu halten, ob in anderen Fällen vermeintlicher Parthenogenesis, von Apogamie und Aposporie bei Pflanzen die oben definierte Apogamie vorliegen könnte und zu untersuchen, ob sich dieselben durch die neue Hypothese besser als bisher verstehen und erklären lassen. Ferner erscheint die Feststellung lohnend, ob schon die Resultate der vorliegenden Forschungen Anhaltspunkte für die Annahme artfremder Hybridation als allgemeiner Ursache der Apogamie und verwandter Erscheinungen bieten.

Die neue Fragestellung läßt die Wahl günstiger Versuchsobjekte zur experimentellen Lösung der Frage nach den Ursachen der Apogamie von wesentlich anderen, zum Teil viel leichter zu erfüllenden Bedingungen abhängig erscheinen als bis jetzt angenommen worden ist. Die bei den meisten Pflanzen schwierige oder fast unmögliche Beeinflussung der Tetradenteilung fällt nunmehr außer Betracht. Die experimentelle Beeinflussung beschränkt sich auf den Ersatz des normalen Befruchtungsprozesses durch die Bastardierung. Hauptaugenmerk bei der Auswahl der Versuchsobjekte ist daher auf möglichst gute Trennung der beiden Geschlechter, Ausschaltung der legitimen Befruchtung und leichte und sichere Vornahme der Bastardbefruchtung zu richten. Zur Erleichterung der Hybridation zwischen den zu kreuzenden Arten wird wahrscheinlich nicht allzu selten die schon früher erwähnte Kombination von künstlicher Entwicklungserregung

und Bastardierung zu Hilfe zu ziehen sein, die ihrerseits eine leichte Beeinflußbarkeit der Gameten zu künstlicher Parthenogenesis zur Voraussetzung hat. In engste Auswahl dürften also zunächst alle diejenigen Verwandtschaftskreise fallen, in welchen das Vorkommen von Parthenogenesis oder Apogamie mit häufiger Bildung natürlicher Bastarde vereinigt ist. Es würde viel zu weit führen, schon jetzt alle die zahlreichen Pflanzen, die in den Zusammenstellungen von Winkler als sichere oder wahrscheinliche Beispiele der verschiedenen Formen der Apomixis aufgeführt worden sind, auf die Möglichkeit solcher Beziehungen zwischen Apomixis und Bastardierung hin durchzusprechen. Es muß genügen, eine Anzahl Beispiele unter den Kryptogamen und Phanerogamen herauszugreifen, die zu experimenteller Behandlung besonders geeignet erscheinen.

## A. Algen und Pilze.

Unter den Algen scheinen vor allem die Familien der *Zygnemaceae* und der *Fucaceae* günstige Verhältnisse für die experimentelle Feststellung von Beziehungen zwischen Bastardierung und Geschlechtsverlust mit obligater Apogamie aufzuweisen. Vielleicht kommen dafür ferner geschlechtlich differenzierte Formen von einzelligen Algen, vor allem Vertreter der *Chlamydomonadineae*[1]) in

[1]) Über erfolgreiche Kreuzungen zwischen verschiedenen *Chlamydomonas*-Arten hat vor kurzem Pascher (1916) berichtet. Er hat aus der Kreuzung zweier Arten, die sich durch eine ganze Anzahl von Merkmalen (verschiedene Größe und Form der Zellen, Form und Lagerung des Chromatophors, Unterschiede in der Beschaffenheit der Zygotenmembran usw.) unterscheiden, zahlreiche Heterozygoten erhalten und deren ca. 80 isoliert. Die Heterozygoten erwiesen sich als weniger leicht keimfähig als die Zygoten der Eltern, doch wurde in 5 Fällen die Keimung der Heterozygote direkt beobachtet, in 8 weiteren neue Kulturen aus je einer isolierten Heterozygote erhalten. Die Nachkommenschaft derselben verhielt sich verschieden. In einigen Kulturen traten nur die beiden Stammarten auf, andere dagegen setzten sich aus Misch- und Zwischenformen zwischen den beiden Stammarten zusammen. Diese Neuformen waren sehr schlechtwüchsig, weniger lebenskräftig als die Stammarten und neigten auch mehr zu Abnormitäten. Ob diese sich auch auf den Verlauf der sexuellen Fortpflanzung ausdehnten und ob die Mischformen überhaupt zur Zygotenbildung befähigt sind, ist leider, da die Kulturen frühzeitig eingingen, nicht festgestellt worden.

Die Frage, ob einzelne in der Natur vorkommende Chlamydomonasformen ebenfalls aus Kreuzungen hervorgegangene Mischformen sein könnten, ist wohl noch nicht genauer untersucht worden. Die Möglichkeit des Vorkommens solcher Formen ist nicht von der Hand zu weisen. So erscheint es mir der Prüfung wert, ob nicht vielleicht die von Chodat (1916, S. 155) beschriebene *Chlamydomonas intermedia Chod.*, für welche er die Möglichkeit der Bildung von Iso- und Heterogameten zugleich, sowie die häufige Verschmelzung von mehr als zwei Gameten angibt, als eine fertile Mischform aus der Kreuzung zwischen einer isogamen und einer heterogamen Art hervorgegangen sein könnte.

Frage. Die letzteren bieten ähnlich den Vertretern der unter den Pilzen zu solchen Versuchen vor allem geeigneten *Saprolegniaceae* und *Mucoraceae* den Vorteil, daß sie sich nicht nur auf natürlichen, sondern auch auf künstlichen Nährböden ziehen lassen und damit nach verschiedenen Richtungen hin eine besonders exakte Analyse und Kombination der Versuchsbedingungen möglich machen.

## 1. Zygnemaceae.

Für Untersuchungen im Sinne unserer Arbeitshypothese liegen namentlich in der Gattung *Spirogyra* zahlreiche Anhaltspunkte vor. Für verschiedene *Spirogyra*-Arten ist die Möglichkeit künstlicher Parthenogenesis nachgewiesen worden. Natürliche Bastardierung zwischen *Spirogyra*-Arten ist ebenfalls schon mehrfach beschrieben worden und sehr wahrscheinlich enthält die Familie der Zygnemaceen, nicht wie die Characeen in *Chara crinita* nur ein einziges, sondern mehrere Beispiele vermeintlich habitueller Parthenogenesis, von denen zu prüfen ist, ob sie als Fälle der Bastard-Apogamie zu deuten sind.

a) Resultate bisheriger Untersuchungen über Befruchtung, künstliche und natürliche Parthenogenesis bei *Spirogyra*.

Die normalen Fortpflanzungsvorgänge von *Spirogyra* sind morphologisch und physiologisch sehr gut bekannt. Die Vorgänge der Konjugation, der Zygotenbildung und der Vereinigung der Gametenkerne sind schon von Schmitz (1879, S. 367), Overton (1888, S. 71) und Haberlandt (1890) eingehend verfolgt worden. Sie bilden weiter den Gegenstand eingehender Untersuchungen aus neuerer Zeit von Karsten (1909) und Tröndle (1907 und 1911). Ihnen verdanken wir die Feststellung des eigenartigen Verlaufes der Reduktionsteilung und den Nachweis, daß von der entstehenden Kerntetrade drei Kerne zugrunde gehen und nur der vierte zum Kern der Keimzelle wird. *Spirogyra* gehört also zu der verhältnismäßig geringen Anzahl derjenigen niederen Pflanzen, bei welchen vegetative Zellen und Gameten haploid sind und nur die Zygoten als diploide Phase oder Sporophytengeneration zu deuten sind. Die Bedingungen der geschlechtlichen Fortpflanzung von *Spirogyra* sind vor allem von Klebs eingehend untersucht worden. Seine Versuche haben ergeben, daß verschiedene dünnfädige Spirogyren, wie z. B. *Sp. inflata, varians, longata* usw. bei einiger Vorsicht sich ziemlich lange in Kultur halten lassen und verhältnismäßig leicht und schnell (d. h. durch intensive Beleuchtung oder Einwirkung von Rohrzuckerlösungen) zur Kopulation und Zygotenbildung zu bringen sind. Auch die Keimungsbedingungen der Zygoten von *Spirogyra* sind

bekannt und Keimlinge in größerer Anzahl von Klebs, später von Tröndle, Karsten u. a. erhalten worden.

Schon in der älteren Algenliteratur werden Beobachtungen mitgeteilt, die zeigen, daß die Protoplasten kopulierender Zellen verschiedener Zygnemaceen aus unbekannten, vielleicht zufälligen Gründen, nicht zur Verschmelzung gelangen, sondern für sich zur Ruhe kommen und sich mit einer Membran umgeben. Die entstehenden, den Zygoten ähnlichen Gebilde bezeichnete man als Azygosporen oder Parthenosporen.

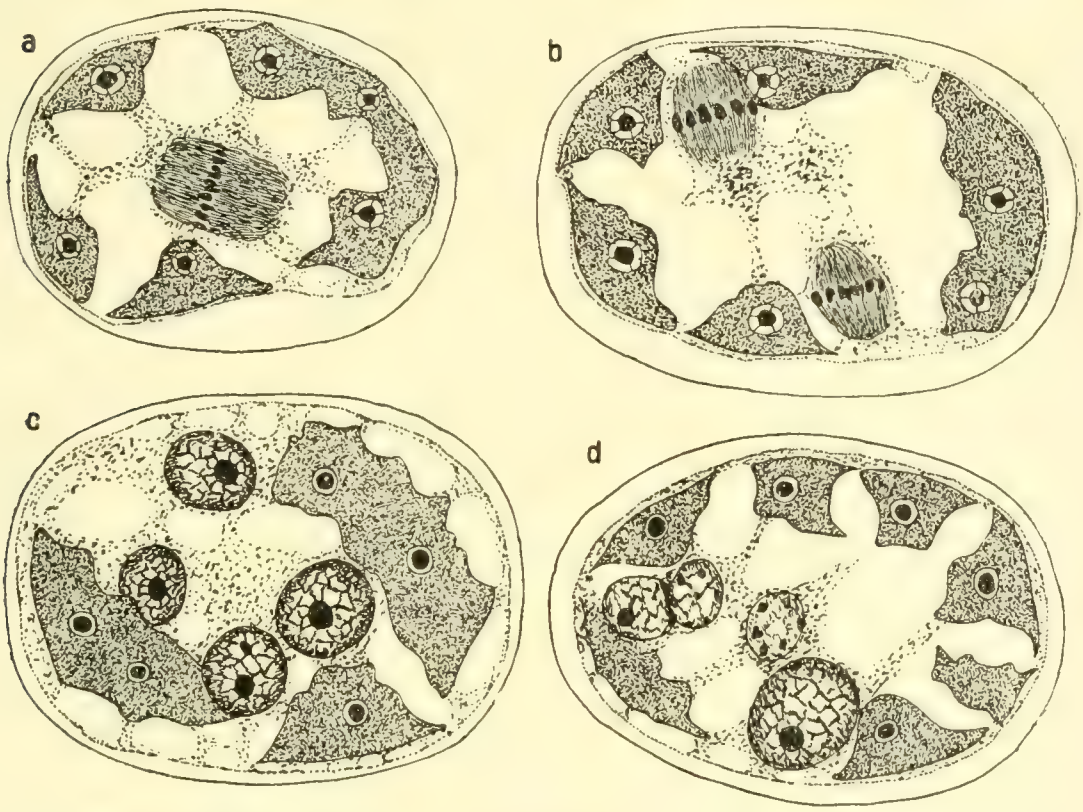



Fig. 43. Verlauf der Reduktionsteilung im Keimungsvorgang von *Spirogyra longata*. *a* erster, *b* zweiter Teilungsschritt des Zygotenkerns, *c* Zygote unmittelbar nach vollzogener Teilung des Zygotenkerns in 4 normal ausgebildete, haploide Kerne von ungefähr gleicher Größe, *d* Zygote mit einem großen und 3 degenerierenden kleinen Enkelkernen. Aus Tröndle (1911, S. 605-607, Fig. 10, 15, 18 und 19).

Durch die Versuche von Klebs (1896, S. 247) sind für *Spirogyra inflata* und im besonderen für *Sp. varians* auch die äußeren Einflüsse festgestellt worden, welche nach Einleitung der normalen Kopulation eine Verschmelzung der kontrahierten Protoplasten unmöglich machen und eine parthenogenetische Entwicklung zu Parthenosporen auslösen, die vollkommen den Bau, die Struktur und Färbung der Zygoten besitzen und sich von ihnen nur durch etwas geringere Dimensionen unterscheiden. Bei *Sp. tjibodensis* hat von Faber (1912) je nach den Kulturbedingungen Bildung von normalen Zygosporen oder von Parthenosporen erreicht. Die Entstehung der

letzteren konnte bei *Sp. tjibodensis*, die zu den „schnell zerspringenden Formen“ von *Spirogyra* gehört, schon auf Stadien ausgelöst werden, in denen noch keine Spur von Kopulationsfortsätzen vorhanden war. Handelte es sich in den Versuchen von Klebs um eine Beeinflussung der bereits in sichtbarer Kopulation begriffenen Fäden durch Wasser entziehende Rohrzuckerlösungen, so fand bei *Spirogyra tjibodensis* Verflechtung und Verschlingung von Fäden als Einleitung zur Kopulation und die nachfolgende Auslösung der Parthenogenesis schon durch bloße starke Belichtung in stehendem Wasser statt. Ob bei *Spirogyra tjibodensis* oder einzelnen von Klebs untersuchten Arten auch in der Natur gelegentlich bei besonderer Kombination der äußeren Bedingungen Parthenosporenbildung eintritt, ist unbekannt. Für *Spirogyra tjibodensis* speziell ist zwar anzunehmen, daß die im Experiment realisierten Bedingungen (stehendes Wasser, starke Belichtung) auch an den natürlichen Standorten hie und da zusammenwirken und einen ähnlichen Erfolg wie im Laboratoriumsversuch, also Parthenosporenbildung, haben werden.

Das Vorkommen gelegentlicher, natürlicher Parthenogenesis ist dagegen für verschiedene andere, normal geschlechtliche *Spirogyra*-Arten in der Literatur beschrieben worden (vgl. Oltmanns 1904, I. S. 70). So hat Zukal (1879, S. 294) anfangs April 1868 in einem Quellwassertümpel mit felsigem Untergrund eine sehr reich fruktifizierende, der *Sp. arcta Ktz.* nahestehende Form gefunden, die keine Spur von Kopulation zeigte. Die durch bloße Kontraktion der Plasmakörper entstandenen Sporen unterschieden sich nach seiner Angabe in nichts von echten Zygosporen und verhielten sich bezüglich des Auskeimens als Dauersporen. Auch in den Fäden der von Rosenvinge (1883, S. 39) beschriebenen *Sp. groenlandica* waren zum Teil Zygoten, zum Teil Parthenosporen vorhanden. Die letzteren zeigten, ähnlich den von Chodat (1910; vgl. Fig. 44) erhaltenen Parthenosporen von *Sp. quadrata var. mirabilis*, verschiedene Entstehungsweise und damit verbunden auch keineswegs konstante Form und Größe. Wie Oltmanns (1904, I. S. 71) bemerkt, ist die Fähigkeit zur Azygosporenbildung übrigens nicht auf die Gattung *Spirogyra* beschränkt, sondern kehrt auch bei anderen *Zygnemaceae* gelegentlich wieder. Im besonderen scheinen ähnliche Vorkommnisse wie bei den Spirogyren innerhalb der Gattung *Zygnema* verbreitet zu sein. W. und G. S. West (1898, S. 48) erwähnen nicht weniger als 4 Arten dieser Gattung, bei denen von ihnen oder von anderen Autoren Parthenosporen aufgefunden worden sind. Chodat (1914, S. 3) beschreibt ferner einen Fall der Azygosporenbildung bei *Mougeotia*. Die von Klebs erhaltenen Parthenosporen verhielten sich wie die Zygoten als Dauersporen, waren aber auch

zu viel rascherer Keimung befähigt. Bei allen Versuchen lieferten sie durchaus gesunde, zur Fortpflanzung und Vermehrung fähige Keimzellen. Auch die von Faber erhaltenen Parthenosporen von *Sp. tjibodensis* unterschieden sich in der Art der Keimung in nichts von den durch Befruchtung entstandenen Zygoten. In beiden Fällen liegt nun offenbar generative Parthenogenesis von Gameten mit haploider Chromosomenzahl vor. Es ist also zu erwarten, daß bei der Keimung solcher Parthenosporen, deren Kerne nur

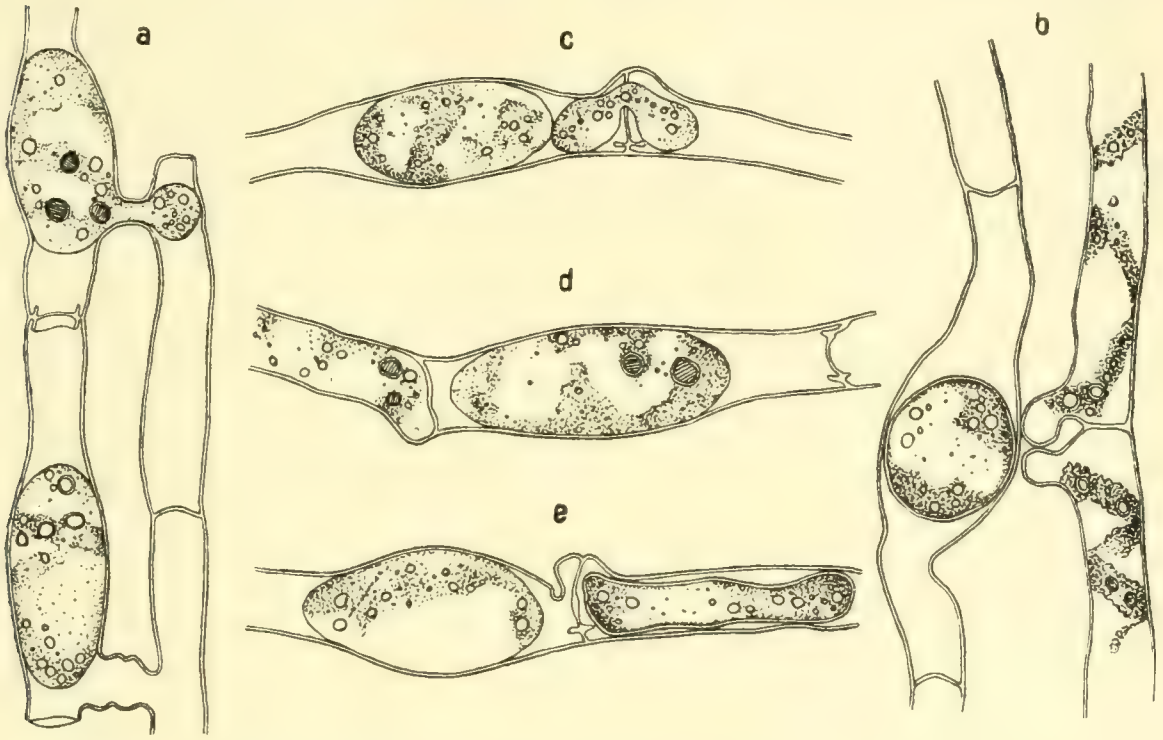



Fig. 44. Zygosporen- und Parthenosporenbildung bei *Spirogyra quadrata var. mirabilis Chodat.* *a* Zygosporenbildung durch normale leiterförmige Konjugation, *b* Bildung von Konjugationsfortsätzen an zwei Zellen eines männlichen Fadens, und Bildung einer Parthenospore in der entsprechenden Zelle des weiblichen Fadens. *c* Vereinigung der beiden Protoplasten benachbarter Zellen durch die perforierte Querwand, *d* und *e* Parthenosporenbildung in einer oder zwei Zellen eines Zellpaares nach vorheriger Einleitung der seitlichen Konjugation. Nach Chodat (1910, Fig. A 1 u. 4, B 4, C. 2 u. 5).

die haploide Chromosomenzahl der gewöhnlichen vegetativen Zellen führen, die Reduktionsteilung ausbleibt und die entstehenden Keimlinge wiederum normale vegetative Zellen liefern, die unter gegebenen Umständen späterhin zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt sein werden.

### b) Über das Vorkommen von Apogamie bei Spirogyra.

Wesentlich andere Verhältnisse als in den genannten Fällen künstlicher und natürlicher Parthenogenese liegen jedenfalls bei einigen anderen Zygnemaceae vor, für welche die Aus-

bildung zygotenähnlicher Sporen ohne Befruchtung als ausschließliche Art der Fortpflanzung festgestellt worden ist.

Die bekannteste und schon mehrfach beschriebene dieser Formen ist *Sp. mirabilis (Hassal) Kütz.* Ihr Entdecker Hassal gab von ihr die nachfolgende und durch Figuren belegte Beschreibung (1845, S. 156, Taf. 35): „Filaments equal to those of *Sp. commune* in diameter. Cells about six times as long as broad. Sporangia oval, at first much elongated, and finally producing a slight inflation of the cells."

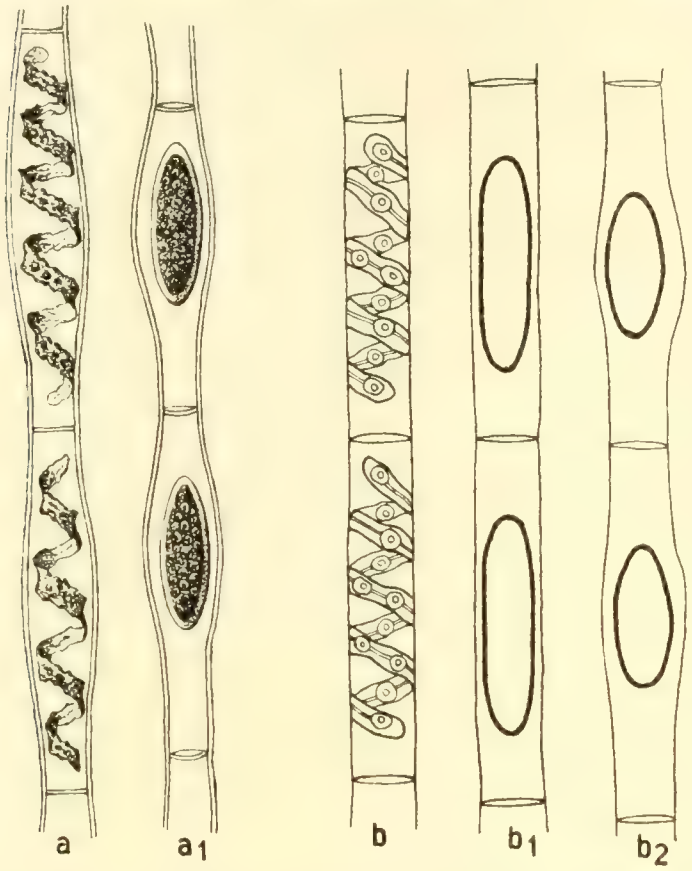



Fig. 45. *Spirogyra mirabilis Hass.* im vegetativen und fertilen Zustande von verschiedenen Standorten Europas. *a* vegetative Zellen mit leicht tonnenförmiger Erweiterung, *a 1* Stück eines Fadens mit Parthenosporen. Nach Petit (1880, S. 14 und Taf. III, Fig. 3, 4). *b* Zellen eines rein vegetativen Fadens, *b 1* Zellen zu Beginn der Kontraktion der Protoplasten, *b 2* vorgeschrittenes Stadium im Verlaufe der Parthenosporenbildung, die sporenhaltigen Querzonen der Zellen schwach angeschwollen. Nach Hassal (1845, II. Pl. 35, 1-3).

Er erwähnt ausdrücklich, daß im Gegensatz zu den Angaben eines anderen Beobachters in den Zellen dieser Art sich ohne Verbindung mit anderen Zellen desselben oder anderer Fäden je eine braune Spore bilde, welche in der Mitte der angeschwollenen Zelle liege. In der Folge ist *Spirogyra mirabilis* noch von einer grösseren Anzahl von Algologen gefunden und beschrieben worden. Eine besonders eingehende Diagnose und genau ausgeführte Zeichnungen (vgl. Fig. 45a und $a_1$) gab Petit (1880) in seiner Monographie der Spirogyren in der Umgebung von Paris.

Über die Ursachen und den genaueren Verlauf der Parthenosporenbildung von *Sp. mirabilis* sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Die folgenden Angaben sind zum Teil den Ausführungen von Klebs (1896, S. 254) entnommen. Braun nahm an, daß der Parthenosporenbildung in der einzelnen Zelle von

*Spirogyra mirabilis* eine Teilung und Wiedervereinigung des Protoplasten vorangehe und Petit gab an, diesen Prozeß direkt beobachtet zu haben, indem er (l. c. S. 14) schreibt:

„Cette très curieuse espèce ne conjugue pas et ne laisse voir aucun tube copulateur; à une certaine époque de la vie de la plante, les cellules se renflent vers le milieu, l'endochrome se partage en deux parties qui se concentrent sous forme de globule aux deux extrémités de la cellule, il se forme ainsi une différentiation entre les parties de l'endochrome. Bientôt les deux globules se rapprochent vers la partie renflée de la cellule et finissent par se réunir en constituant ainsi la zygospore."

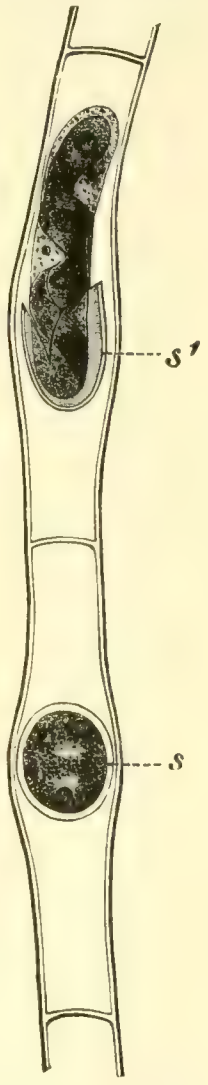



Fig. 46. Fadenstück mit Parthenospore (*s*) u. Keimling (*s1*) von *Spirogyra mirabilis*. Aus Klebs (1896, S. 255, Fig. 7).

De Bary hat dagegen nachgewiesen, daß einfach der Protoplast jeder Zelle sich kontrahiert und zu einer Spore umbildet. Solms-Laubach (1888, S. 648) war der Ansicht, daß die Sporen der *Sp. mirabilis* ihre Entstehung der Vegetation einer äußerst zarten und schwierig festzustellenden Chytridieenform verdanken, welche in den mit derber Membran umgebenen scheinbaren Azygosporen ihre Fruktifikationsorgane entwickle. Über die Keimung der Parthenosporen dieser Art erwähnt Lagerheim (1883, S. 55) in einer kurzen Notiz, daß sie wie diejenige der Zygoten anderer Arten verlaufe.

Die eingehendsten Feststellungen über die Sporenbildung von *Spirogyra mirabilis* verdanken wir Klebs selbst. Er hat die Bedingungen der Parthenosporenbildung dieser Art und ihren Verlauf bei Laboratoriumsversuchen genau festgestellt und schreibt (1896, S. 254): „Man kann die sterilen Fäden leicht zur Sporenbildung bringen, wenn man sie in einem Gefäß mit Brunnenwasser der Sonne aussetzt. Dann beginnen in wenigen Tagen die Zellen sämtlicher Fäden anzuschwellen; der Protoplast kontrahiert sich und wandelt sich in eine braun gefärbte Spore um, die vollkommen den Zygoten der anderen Arten entspricht. Die Form der Sporen schwankt sehr, je nach den Zellen; alle Übergänge zwischen fast kugeligen bis zylindrischen finden sich vor." Es ergab sich also, daß die Parthenosporenbildung von *Spirogyra mirabilis* von den gleichen Bedingungen abhängig ist, wie die Zygotenbildung durch Konjugation. *Spirogyra mirabilis* ist daher nach Klebs „eine Art, bei der auf ungeschlechtlichem Wege unter den

gleichen Bedingungen das gleiche Produkt, eine Ruhespore, entsteht, die bei der Mehrzahl der anderen Arten geschlechtlich erzeugt wird."

Es scheint, daß *Sp. mirabilis* innerhalb der Zygnemaceen und verwandter Algen nicht das alleinige Beispiel von Apogamie bietet. Auch bei einigen anderen Formen kopulieren weder Zellen benachbarter Fäden miteinander, noch tritt bei der Sporenbildung eine seitliche Verbindung benachbarter Fadenzellen ein. Der Inhalt der einzelnen Zelle ballt sich ohne weiteres unter Ausstoßung von Flüssigkeit zusammen, umgibt sich mit einer derben Membran und bildet Azygosporen, welche wie Zygosporen keimungsfähig sind. Wittrock (1878, S. 9) hat solche Bildung von Parthenosporen für die von ihm neubeschriebene *Gonatonema ventricosum* angegeben, deren Zugehörigkeit zu den *Mesocarpeae* nach seiner Beschreibung und den beigegebenen Abbildungen zweifellos ist. Anordnung und Bau dieser Parthenosporen sind Figur 47 zu entnehmen. In völlig übereinstimmender Weise werden die Sporen auch bei den später von West (1898, S. 39) untersuchten *G. Boodlei* und *G. tropicum* gebildet. Nach Nordstedt pflanzt sich *Zygnema spontaneum* ausschließlich durch Parthenosporen fort und für eine zweite Art derselben Gattung, *Z. reticulatum*, ist später von E. Hallas (1895) eingehend ausschließliche Fortpflanzung durch Azygosporen beschrieben worden. Bei dieser letzteren Art ist auch die Keimung der Azygosporen beobachtet worden. Sie weicht vom Verlaufe der Zygotenkeimung von *Spirogyra* und *Zygnema* dadurch stark ab, daß aus der Parthenospore nicht nur ein Keimling, sondern auch deren zwei und drei hervorgehen können[1]).

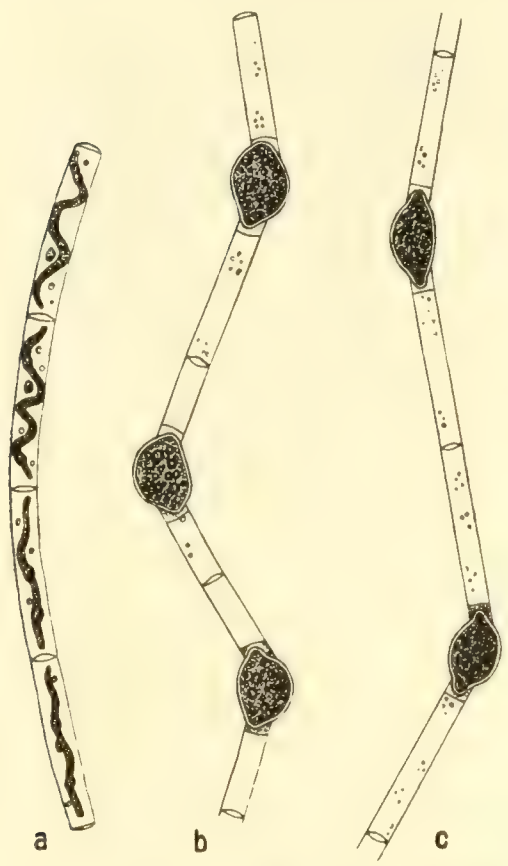



Fig. 47. Bildung von Agamosporen der Mesocarpee *Gonatonema ventricosum*. *a* Stück eines vegetativen Fadens mit sehr jungen Zellen, Chlorophyllplatten spiralig gedreht und von der Schmalseite gesehen. *b* und *c* Stücke verschiedener Fäden mit reifen Sporen. Nach Wittrock (1878, Fig. 3, 7 und 8).

[1]) Deshalb wird diese Form von Oltmanns (1904, I. S. 55) nicht zu *Zygnema*, sondern zu den *Mesotaenien* gerechnet.

Da auch bei den *Desmidiaceae* natürliche Parthenogenesis vorzukommen scheint (vgl. Oltmanns 1904, I, S. 89) und nach den Versuchsergebnissen von Klebs (1896, S. 260) auch experimentell erhalten werden kann, sind vielleicht Vertreter dieser Familie der Konjugaten zu ähnlichen Versuchen geeignet. Allerdings dürften die leichter kultivierbaren Zygnemaceen rascher zu einem ersten Ergebnis führen.

Da in den letztgenannten Fällen der Azygosporenbildung Kopulationsfortsätze nicht entwickelt werden, ist die Deutung dieser Vorkommnisse zunächst unsicher. Wittrock (1878, S. 13) hebt hervor, daß zwei Wege zur Erklärung der ohne Konjugation entstehenden Sporen von *Gonatonema ventricosum* möglich seien. Nach der einen Auffassung wären dieselben als Agamosporen einer primitiven, neutralen Form dieser Familie zu betrachten, welche den höheren Entwicklungsgrad, auf welchem ein Befruchtungsakt zur Bildung der Vermehrungszellen stattfindet, noch nicht erreicht hat. Nach der anderen Auffassung dagegen wäre *G. ventricosum* eine Form, bei welcher die bei anderen *Mesocarpeen* gelegentlich selbständige Entwicklung einzelner Gameten Regel geworden ist, die Sporen also Parthenosporen sind. Mehrere Gründe, im besonderen der Vergleich mit der Parthenosporenbildung bei *Mougeotia calcarea* schienen ihm zu beweisen, daß die erstere Anschauungsweise die richtige sei.

Klebs nimmt in der Auffassung der *Spirogyra mirabilis* einen ähnlichen Standpunkt ein. Er schreibt (1896, S. 255): „Man kann diese Art als den einfachsten Typus einer noch nicht geschlechtlichen Art betrachten, von der erst die konjugierenden Arten herstammen; oder man kann sie als eine abgeleitete, ungeschlechtlich gewordene Form auffassen. Entscheiden läßt sich natürlich diese Frage nicht. Der Wunsch, sich eine Vorstellung von dem ersten Werden des Zeugungsvorganges machen zu können, ist vielleicht der innerste Grund, daß ich dazu neige, an die erstere Möglichkeit zu glauben. Man würde so gerne aus dieser *Sp. mirabilis* sich die seitliche Kopulation zweier benachbarter Zellen, später die leiterförmige Kopulation von Zellen verschiedener Fäden herleiten. Bei der Ausstoßung der Flüssigkeit im Moment der Kontraktion von einer *Sp. mirabilis*-Zelle könnten Substanzen austreten, die auf die Nachbarzellen einen Wachstumsreiz ausübten; es bildete sich die Fusion der Zellen aus, es entwickelte sich die Fähigkeit der Protoplasten, miteinander zu verschmelzen.“ Der Auffassung, daß das Verhalten der *Sp. mirabilis* ein primitives sei und von Vorgängen dieser Art die Kopulation der übrigen Zygnemaceen erst abgeleitet sei, kann sich Oltmanns (1904, I. S. 71) nicht anschließen.

Er ist der Ansicht, daß es sich bei der Fortpflanzung von *Spirogyra mirabilis* wie bei einigen anderen Formen innerhalb der *Zygnemaceae* und *Mesotaeniaceae* um Apogamie handle. Ich möchte ebenfalls der zweiten von Klebs erwähnten Möglichkeit, der Auffassung der *Sp. mirabilis* als einer abgeleiteten, ungeschlechtlich gewordenen Form den Vorzug geben. Es liegt hier meines Erachtens ein der *Chara crinita* ganz analoger Fall, also aller Wahrscheinlichkeit nach nicht haploide Parthenogenesis, sondern Geschlechtsverlust einer diploid gewordenen und sich apogam fortpflanzenden Form vor.

Eine zytologische Untersuchung von *Sp. mirabilis,* deren Ergebnisse für die Entscheidung dieser Frage maßgebend sein könnte, ist leider bis heute noch nicht vorgenommen worden. Dagegen liegen über die Chromosomenzahlen anderer Spirogyraarten Angaben in Spezialarbeiten vor. Nach der Zusammenstellung Tischler's (1915, S. 170) wird die Chromosomenzahl der Haploidphase, also der Protoplasten der vegetativen Zellen und Gameten, für fünf der bis anhin untersuchten Arten *(Sp. polytaeniata, setiformis, crassa, nitida* und *neglecta)* von verschiedenen Forschern übereinstimmend zu zwölf angegeben. Für einige andere Arten sind geringe Abweichungen von dieser Hauptzahl gefunden worden. Tröndle (1911, S. 602) verzeichnete für *Sp. calospora* 8—10, für *Sp. longata* 10—12 Chromosomen, Karsten (1909, S. 7) für *Sp. jugalis* und neuerdings auch Merriman (1913) für *Sp. crassa* deren 14. Einige Arten scheinen dagegen von der mittleren Chromosomenzahl der Gattung bedeutender abzuweichen. Für *Sp. triformis* hat van Wisselingh (1900) beim Studium der vegetativen Kernteilungsvorgänge 6 und 12 Chromosomen vorgefunden, was, wie Tischler bemerkt, das Vorkommen uni- und bivalenter Rassen dieser Art möglich erscheinen läßt. *Sp. dubia* führt nach Merriman (1916) haploid 5, *Sp. ternata* sogar nur 4 Chromosomen. *Sp. subaequa* soll nach Mitzkewitsch (1898, S. 107) 24 Chromosomen besitzen, also im Vergleich zur Hauptzahl der Arten diploid, im Vergleich zu den kleineren Chromosomenzahlen der Gattung zum mindesten tetraploid sein.

In diesen *Spirogyra*-Arten wird bei normaler geschlechtlicher Fortpflanzung der Zygotenkern die diploide Chromosomenzahl enthalten und die Reduktion derselben auf die haploide Zahl bei der Vierteilung zu Beginn der Keimung eintreten. *Sp. mirabilis* müßte also nach unserer Hypothese in den Kernen ihrer vegetativen Zellen und der zu Parthenosporen werdenden Gameten die doppelte Chromosomenzahl der Gameten ihrer normal geschlechtlichen Verwandten aufweisen. Die Entstehung ihrer erhöhten Chromosomen-

zahl wäre wie bei *Chara crinita* durch Annahme einer ohne Reduktion erfolgten Keimung einer Zygote heterogenen Ursprungs vorstellbar und es würde also wie bei *Chara crinita*, nicht generative Parthenogenesis, sondern Geschlechtsverlust eines heteroploid gewordenen Bastards vorliegen.

### c) Über Bastardbildung bei Spirogyra.

Spirogyrabastarde sind bis jetzt noch nicht beschrieben worden. Das ist indessen nicht verwunderlich, da die Spirogyren, wie die Mehrzahl der niederen Pflanzen, bis jetzt fast ausschließlich nach einzelnen Funden in der Natur beschrieben, dagegen noch nicht während mehreren aufeinanderfolgenden Generationen

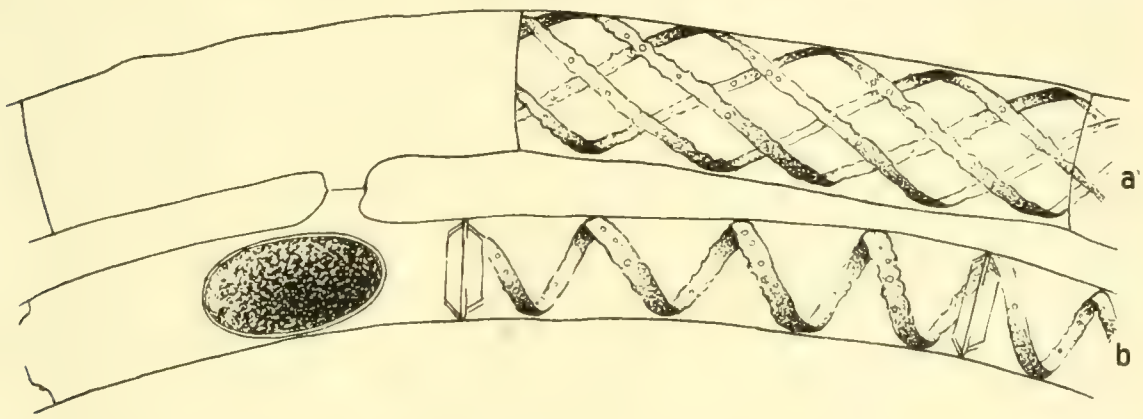



Fig. 48. Heterogene Konjugation bei *Spirogyra*. *a Sp. majuscula Kg*, (Durchmesser der Fäden 55—62 $\mu$, Zellen 2—4 mal länger als breit, 3—5 Spiralbänder, Querwände nicht gefaltet), *b Sp. calospora Cleve* (Fadendurchmesser 36—40 $\mu$. Zellen 6—12 mal länger als breit. Ein einziges Spiralband mit 4—5 Umgängen, gefaltete Querwände). Nach Wolle (1887, S. 221, Taf. 142, Fig. 5, 6).

in der Kultur auf ihre Konstanz geprüft worden sind. Doch sind Angaben vorhanden, welche wenigstens die Bildung von Zygoten durch Bastardierungsvorgänge sicherstellen. So ist Konjugation zwischen Zellen von *Mougeotia*-Arten mit verschiedener Fadendicke festgestellt worden (vgl. West 1898, S. 38). Von besonderem Interesse ist, daß gerade Spirogyren verhältnißmäßig häufig solche Bastardzygoten zu erzeugen scheinen. In der Literatur habe ich bis jetzt vier verschiedene Angaben über Zygotenbildung zwischen Fäden verschiedener *Spirogyra*-Arten vorgefunden.

Oltmanns erwähnt (1904, I. S. 72) eine mir leider nicht im Original zugängliche Angabe Bessey's, wonach zwischen *Sp. majuscula* und *Sp. protecta*, die leicht unterscheidbar sind, Bastardierung unter Bildung normal aussehender Zygoten stattfinde und empfiehlt diese eigenartige Sache erneuter Aufmerksamkeit. Wolle (1887, Taf. 142, Fig. 5, 6) hat einen Fall der Sporenbildung durch

Konjugation zwischen *Sp. majuscula* und *Sp. calospora* abgebildet. An anderer Stelle (Taf. 138, Fig. 5, 6) gibt er auch eine Abbildung der Konjugation von *Sp. maxima var. inaequalis* und schreibt dazu (l. c., S. 228):

*Sp. maxima (Hass.) Wittr. var. inaequalis Wolle:* „A singular variety of *Spirogyra maxima;* the one filament having a much larger diameter than the other conjugating with it. The larger measuring 125 $\mu$, the smaller 80 $\mu$. The zygospore is most frequently in the smaller filament, and in consequence considerably smaller than the zygospore of the typical form. The smaller filaments if seen independent of the other would pass for *Sp. nitida*, or *Sp. bellis.*"

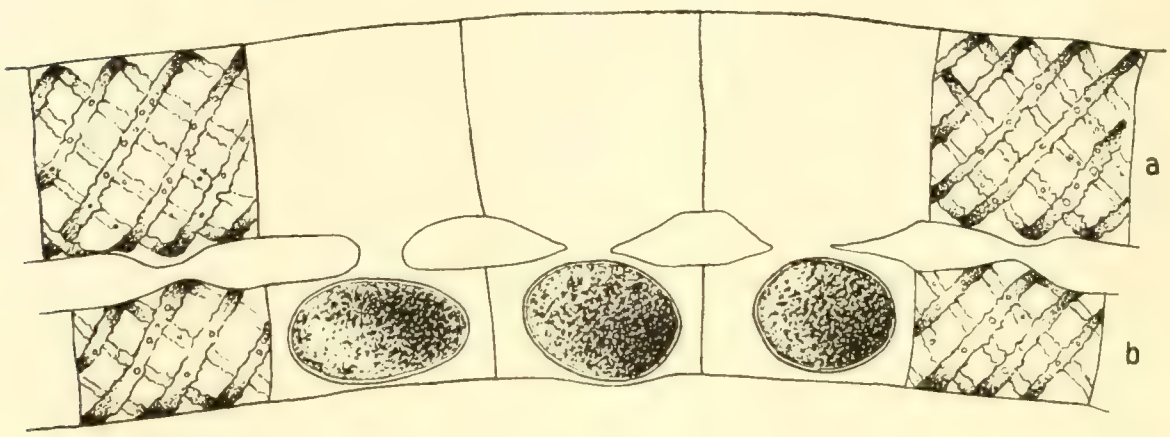



Fig. 49. Kopulation von *Spirogyra maxima (Hass.) Wittr. var. inaequalis Wolle.* Zygotenbildung zwischen Zellen von Fäden mit verschiedenem Durchmesser und verschiedener Spiralbandzahl. Durchmesser der weiten Fäden (*a*) 118 bis 125 $\mu$, Zellen wenig länger als breit. Zahl der Chlorophyllbänder 6—7, wovon jedes $^1/_2$—$^3/_4$ Windungen. Durchmesser des (*Sp. nitida* oder *Sp. bellis* ähnlichen) engeren Fadens *(b)* 80 $\mu$, Zahl der Spiralbänder in einer Zelle 4. Die Zygoten treten in den Zellen der engeren Fäden auf und sind bedeutend kleiner als diejenigen der typischen Form. Nach Wolle (1887, S. 218, Taf. 138, Fig. 5, 6).

Auch hier liegt sicherlich ein Vorgang der Bastardierung vor. Im Einzelnen allerdings kann der Befund Wolle's auf zwei verschiedene Arten gedeutet werden. Seine *Sp. maxima var. inaequalis* kann ein Gemisch aus zwei verschiedenen Arten, der eigentlichen *Sp. maxima* und einer dünnfädigen Art, ähnlich der von ihm genannten *Sp. nitida* oder *bellis* sein. In diesem Falle würde es sich um Bildung von Zygoten durch Bastardierung handeln. Daneben ist auch die Möglichkeit vorhanden, daß die *var. inaequalis* aus Nachkommen von Artbastarden besteht, die fertil sind, untereinander sich kreuzen und dabei in Formen aufspalten, welche den Eltern mehr oder weniger ähnlich sind.

Ein weiteres Beispiel der Bastardierung zwischen dünnfädigen Spezies erwähnen W. und G. S. West (1898, S. 43). Daß solche Kopulationen offenbar je nach den in Betracht kommenden Arten

ein verschiedenes Ergebnis zeitigen und nur mehr oder weniger häufig zur Ausbildung eigentlicher Zygoten führen, geht aus ihrer Bemerkung hervor:

„Several abortive attempts at hybridism were seen in this gathering, the two examples figured being the only two observed with thickwalled zygospores. These spores were of variable form and dimensions, and were present in both filaments."

Interessante Beiträge zur Kenntnis der Kreuzungsmöglichkeiten bei *Spirogyra* verdanken wir Andrews (1911, S. 299). Er fand in einer Watte von *Spirogyra crassa* und *Sp. communis* neben allen Stadien artreiner Konjugation auch zahlreiche Konjugationen zwischen Zellen der beiden verschiedenen Arten. In einigen noch nicht konjugierenden Proben des Materials wurde Konjugation nachträglich beobachtet, als die Pflanzen im Laboratorium unter günstige Bedingungen gebracht worden waren. Meistens wanderten die Protoplasten der dünnfädigen *Sp. communis* in die Zellen der dickwandigen *Sp. crassa* hinüber. Immerhin war dies nicht ausschließlich der Fall und in Andrews Abbildung (vgl. Fig. 50 d) sind zwei Fadenstücke wiedergegeben, in welchen von 3 Heterozygoten zwei in den Zellen von *Sp. crassa* und eine im Faden von *Sp. communis* liegen. Da nach allgemeiner Annahme bei der Entstehung der *Spirogyra*-Zygoten nur die Chromatophoren der ruhenden Zelle erhalten bleiben, so würden in diesem Falle in der $F_1$ Generation aus den Heterozygoten zum mindesten 2 verschiedene Bastardformen hervorgehen.

Abgesehen von Unterschieden in Größe und Form schienen die Bastard-Zygoten vollkommen normal zu sein. Die von Andrews in Aussicht gestellte Mitteilung über die Keimung der erhaltenen Heterozygoten ist leider nicht erschienen. Dagegen hat er 1912 eine weitere kleine Mitteilung über Konjugationsvorgänge in seinem Gemisch konjugierender *Sp. crassa* und *communis* veröffentlicht. Sie führt den Nachweis, daß die 1911 festgestellte Bildung von zweierlei Heterozygoten offenbar auf der Eigenschaft der *Sp. crassa* beruht, ihre Zygoten nicht nur im einen der beiden kopulierenden Fäden, sondern abwechselnd in den Zellen des einen und des anderen (Fig. 50 a) zu erzeugen[1]). Die Feststellung von Kopulationsvorgängen zwischen Zellen von 3 Fäden (Fig. 50 b) und vor allem der Bildung von Zygoten aus drei verschmelzenden

[1]) Ähnlich wie *Sp. crassa* verhalten sich einige andere *Spirogyra*-Arten, während vielleicht doch bei der Mehrzahl der Arten alle Zygoten in den Zellen des einen von zwei kopulierenden Fäden gebildet werden. Im ersteren Falle sind die Fäden offenbar bisexuell oder nach der von Blakeslee (1906, S. 176) für *Zygomycetes* eingeführten Bezeichnungen homothallisch, bei den letzteren Arten dagegen können die einen Fäden als weiblich, die anderen als männlich gedeutet, die betreffenden Spezies als heterothallisch aufgefaßt werden.

Gameten (Fig. 50c) zeigt, daß auch bei *Spirogyra* eine der Verschmelzung mehrerer Isogameten bei anderen Algen und der Polyspermie bei oogamer Fortpflanzung durchaus vergleichbare Erscheinung möglich ist. Sie läßt auch die Entstehung einer triploiden Heterozygote zu, z. B. dann, wenn Zellen zweier Fäden von *Sp. crassa* mit solchen eines dazwischenliegenden Fadens der *Sp. communis* kopulieren würden.

Anhaltspunkte, daß in irgendeinem der oben genannten Fälle die Keimung der normal aussehenden Heterozygoten unmöglich

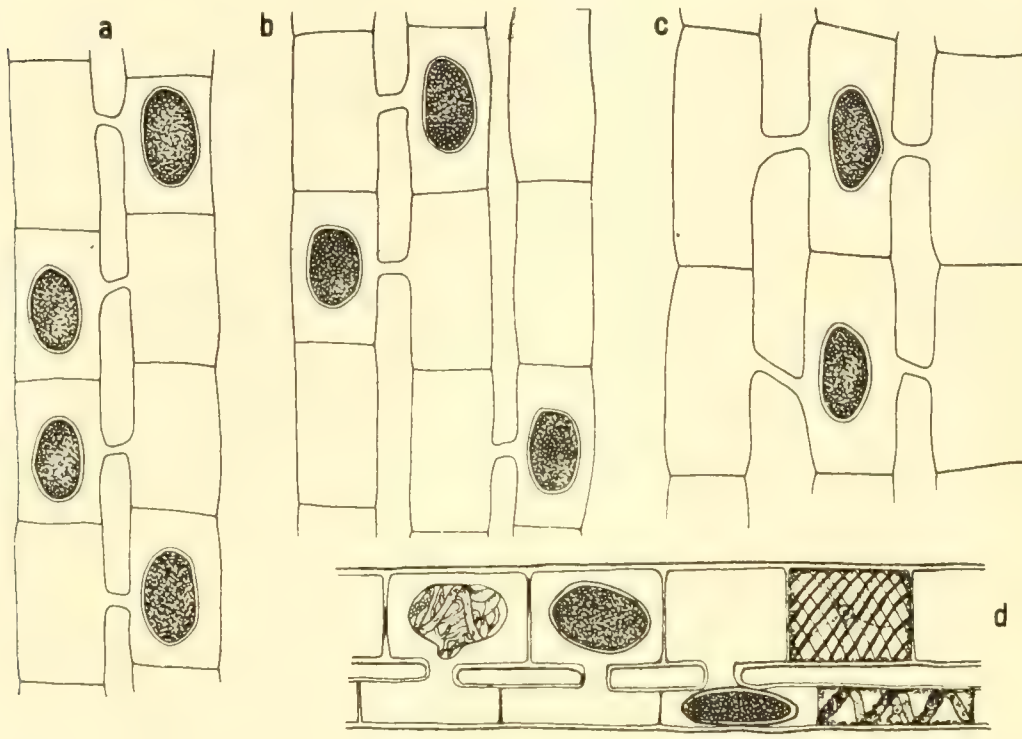



Fig. 50. Zygotenbildung in gemischten Watten von *Spirogyra crassa* und *Sp. communis*. *a—c* Konjugation zwischen Zellen von 2 und 3 Fäden der *Spirogyra crassa* mit verschiedener Verteilung der Zygoten. *d* Konjugation zwischen Zellen der dickfädigen, mehrbänderigen *Sp. crassa* und der dünnfädigen, einbänderigen *Sp. communis*. Entstehung von verschieden geformten Heterozygoten in den Zellen der beiden kopulierenden Fäden. Nach Andrews (1912, S. 90/91, Fig. 2—4 und 1911, S. 299).

gewesen sein sollte, sind nicht vorhanden. Für die Keimung solcher Heterozygoten spricht dagegen eine kurze Notiz Paschers (1916, S. 228) in der Einleitung zu seiner Mitteilung über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen. Die Möglichkeit ist also vorhanden, daß unter den bis jetzt beschriebenen *Spirogyra*-Formen auch Artbastarde vorkommen und die Annahme erlaubt, daß zu denselben auch apogame Formen wie *Sp. mirabilis* gehören.

Für die experimentelle Erzeugung apogamer Formen durch Kreuzung von Arten liegen die Verhältnisse in der Gattung *Spirogyra* ähnlich wie für *Chara*. Nach Erledigung der aufgeworfenen

Vorfragen und der notwendigen Versuche zur Feststellung der Keimungsbedingungen der Sporen, der Konjugation und der für die Bastardierung günstigsten Arten sind die Bedingungen für eine erfolgreiche Bastardforschung gegeben. Die Auswahl der zur Verwendung kommenden Arten wird zunächst möglichst in den Verwandtschaftskreisen der *Sp. mirabilis* zu treffen sein. Die Versuchsanstellung ist recht einfach. Da viele Spirogyren in Kultur leicht zur Konjugation zu bringen sind, wird es sich vor allem darum handeln, durch sorgfältige Vermischung von Watten verschiedener Arten das Eintreten von Bastardkonjugation zu fördern. Am leichtesten werden die Verhältnisse sich wohl gestalten, wenn Mischungen von Zygosporen verschiedener Arten in demselben Keimbeet zur Keimung veranlaßt werden und so von Anfang an gemischte Watten entstehen.

## 2. Fucaceae.

Innerhalb der Braunalgen, die wie schon S. 5 und 14 ausgeführt wurde, eine größere Anzahl von Beispielen gelegentlicher oder lokal habitueller Parthenogenesis zeigen, scheinen vor allem die *Fucaceen* zu Versuchen über experimentelle Parthenogenesis und Apogamie geeignet zu sein. Die freien und verhältnismäßig großen Eizellen der Fucaceen bieten das den günstigen Untersuchungsobjekten der Zoologen am meisten entsprechende Pflanzenmaterial. Bei einzelnen Vertretern der Gattungen dieser Familie[1]) entstehen die beiderlei Geschlechtszellen auf verschiedenen Pflanzen oder in verschiedenen Konzeptakeln. Die Befruchtung der Eizellen spielt sich erst nach der Entleerung aus den Behältern im umgebenden Wasser ab. Daher ist es verhältnismäßig leicht, größere Mengen reifer Eier und Spermatozoiden getrennt zu erhalten und zu Versuchen über experimentelle Parthenogenesis, Apogamie und Bastardierung zu verwenden. Beobachtungen, die für die Möglichkeit solcher Ergebnisse sprechen, liegen zurzeit erst für die Gattung *Fucus* vor.

Über künstliche Entwicklungserregung von Eizellen des diözischen *Fucus vesiculosus* hat J. B. Overton (1913) berichtet. Seine Versuche sind durchaus unter Beobachtung der bei den Versuchen über künstliche Parthenogenese an tierischen Eiern üblichen Vorsichtsmaßregeln angestellt worden. Die für jedes einzelne Experiment gesammelten Eier wurden in drei Portionen geteilt. Die eine derselben wurde normal befruchtet, die zweite blieb in

[1]) Über die Geschlechtsverteilung der *Fucus*-Arten hat schon Thuret (1854) mitgeteilt, daß *F. vesiculosus* und *serratus*, ebenso *F. nodosus* diözisch, *F. ceranoides* und *F. platycarpus* degegen monözisch seien. Nach Gard (1910, S. 889) ist auch *F. ceranoides* diözisch, während der Bastard *F. ceranoides* $\times$ *platycarpus* monözisch ist, in seinen Konzeptakeln allerdings nur vereinzelte, reduzierte Oogonien führt.

normalem Seewasser unverändert stehen, während die dritte zur Parthenogenese angeregt wurde. Entscheidende Bedeutung wurde jeder einzelnen Versuchsserie nur beigemessen, wenn die Resultate der drei Parallelversuche vollkommen eindeutig waren. Trat in der zweiten Portion auch nur ein einziger Keimling auf, was allerdings nur selten geschah, so wurde die ganze Versuchsreihe ausgeschaltet. Die Anwendung der in der zoologischen Technik gebräuchlichen Methoden ergab bei *Fucus* den besten Erfolg bei einer $1^1/_2$—2 minutenlangen Einwirkung verdünnter Essig- und Buttersäure (50 ccm Meerwasser + 3 ccm 0,1% Essig- oder Buttersäure). An einer großen Zahl von behandelten Eiern erfolgte nach 10 Minuten

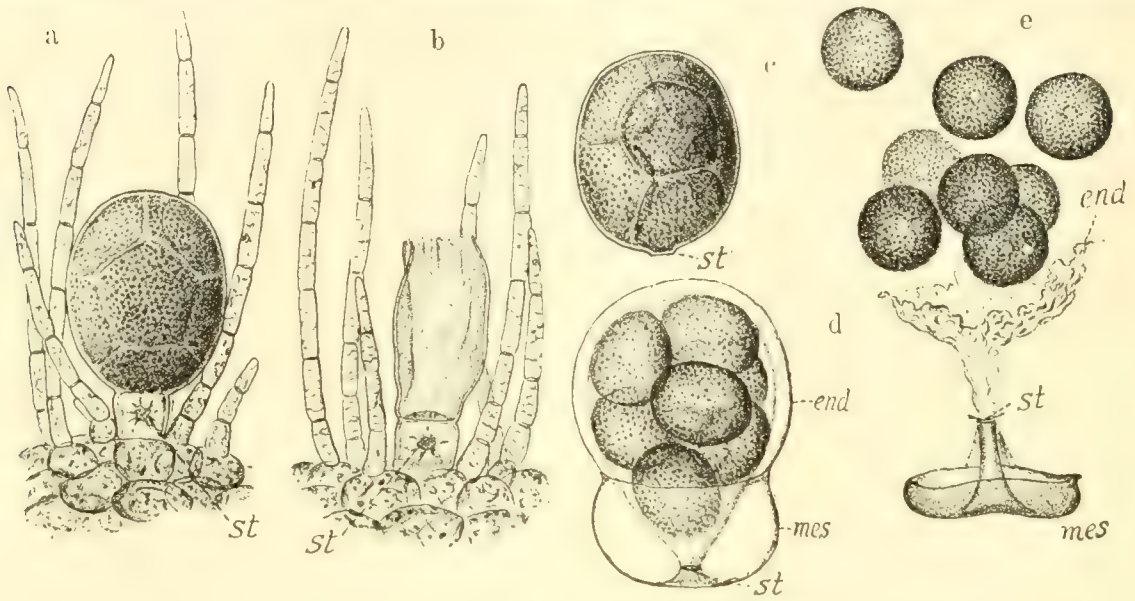



Fig. 51. Oogonium- und Eibildung bei *Fucus*. *a* Junger Oogoniumstand nach der Teilung des Oogoniuminhaltes in 8 Portionen, *st* Oogoniumstiel, *b* entleerte Oogoniumhülle, *c* aus seiner Hülle ausgetretenes Oogonium, *d* und *e* Entleerung der Eizellen aus der inneren Oogoniumhaut. Aus Oltmanns (I, 1904, S. 519, Fig. 317, 3—7).

Membranbildung. Nach einer sich anschließenden 30 Minuten langen Behandlung mit hypertonischem Salzwasser (8—10 ccm einer 2,5 m NaCl oder KCl-Lösung + 50 ccm Seewasser) erfolgte in reinem Seewasser Fortsetzung der Entwicklung. Die behäuteten Eizellen nahmen, ähnlich den keimenden Zygoten, zuerst birnförmige Gestalt an und bildeten bald eine Rhizoidenzelle.

Nach den Untersuchungen von Strasburger (1897a), Farmer und Williams (1898), sowie von Yamanouchi (1909) ist der *Fucus*-Thallus eine Diplophase (2x Generation). Die Reduktion erfolgt während der zwei ersten Teilungsschritte[1]) in den Oogonien und

[1]) Die bisherigen Angaben über die Chromosomenzahlen der *Fucus*-Arten zeigen keine völlige Übereinstimmung. Strasburger (1897a) gibt an, bei den von ihm untersuchten Arten (*F. platycarpus* und *serratus*) im dritten Teilungsschritt der Oogoniumbildung die Chromosomenzahl 16, in Kernteilungen junger Keim-

Antheridien. Die Eizellen sind also haploid und künstliche Entwicklungserregung führt, wie bei den bekannten Versuchen mit tierischen Eiern, zu typisch haploider Parthenogenesis. Dem entsprechend scheint auch die Heranzucht der Keimlinge auf ähnliche Schwierigkeiten zu stoßen, wie bei vielen tierischen Objekten. Hierüber gibt leider die kurze Mitteilung Overtons keinen genügenden Aufschluß. Seine Kulturversuche wurden schon abgebrochen, als sich die Keimlinge erst bis zum ca. 25zelligen Stadium entwickelt hatten. Auch die beabsichtigte Aussetzung von parthenogenetisch entstandenen und auf Austernschalen angewachsenen Keimlingen in größere Bottiche mit

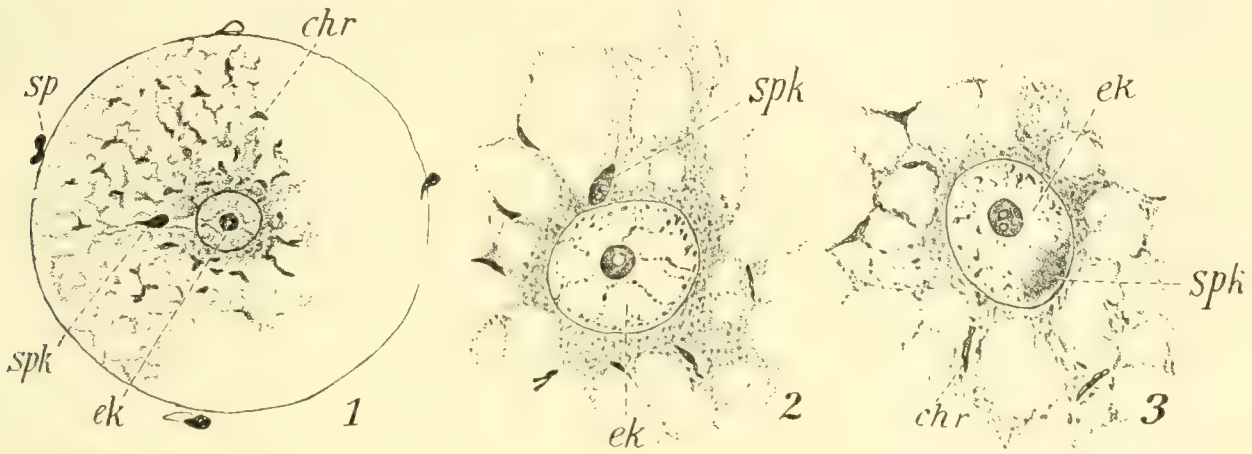



Fig. 52. Befruchtung des Eies von *Fucus vesiculosus*. *1* Querschnitt durch eine Eizelle, *2* und *3* zentrale Partie frisch befruchteter Eier mit Eikern und Spermakern. *ek* Eikern, *spk* Spermakern, *sp* Spermatozoid, *chr* Chromatophoren. Nach Farmer (1898), aus Oltmanns (1915, II. S. 63, Fig. 487).

Meerwasser oder an natürliche Standorte unterblieb. Es wäre in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung, solche Versuche zu wieder-

linge dagegen 32 Chromosomen gezählt zu haben. Nach Farmer und Williams (1898, S. 624) beträgt die haploide Chromosomenzahl von *F. serratus, F. vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum* 13—15, die diploide somit 26—30. Yamanouchi endlich (1909) bestimmte die Chromosomenzahl einer von ihm untersuchten Form von *F. vesiculosus* zu 64. Mit Abschluß der beiden ersten Teilungen in den Oogonium- und Antheridium-Initialen ist diese Anzahl auf die Zahl von 32 univalenten Chromosomen reduziert. Durch die Verschmelzung der beiden Gameten findet wieder Verdoppelung der Chromosomenzahl statt und die Zahl 64 wird durch die ganze Entwicklung der männlichen und weiblichen *Fucus*-Pflanze, bis zur neuen Teilung der Antheridium- und Oogonium-Initialen beibehalten.

Diese Befunde sprechen dafür, daß auch bei *Fucus*, wenn auch nicht ein Wechsel eigentlicher Generationen, so doch ein Wechsel zwischen einer haploiden und einer diploiden Phase angenommen werden kann. Dem *F. vesiculosus* ist schon von Thuret eine besonders große Variabilität nachgerühmt worden. Es wäre daher möglich, daß Farmer und Williams in England und Yamanouchi in Nordamerika Individuen verschiedener Rassen untersucht haben, die sich in der Chromosomenzahl ihrer Kerne unterscheiden. Die Frage, auf welchen Ursachen diese Rassenbildung beruhen kann, ob dabei eventuell Polyspermie, die bei den *Fucus*-Arten besonders häufig zu sein scheint, eine Rolle spielt, muß vorläufig unentschieden bleiben.

holen und dabei zu versuchen, die Kultur der parthenogenetisch entstehenden Embryonen bis zur Ausbildung geschlechtsreifer *Fucus*-pflanzen fortzusetzen. Ausgearbeitete Kulturmethoden zu solchen Versuchen sind schon vorhanden, hat doch, wie Overton selber anführt, z. B. Hoyt *Dictyota*, Lewis verschiedene *Florideen* vom Keimling bis zur geschlechtsreifen Pflanze heranziehen können. Auch Sauvageau hat ähnliche Methoden schon mit Erfolg für die Anzucht von verschiedenen Braunalgen angewendet.

Da Overton auch die zytologische Untersuchung seiner Keimpflanzen nicht vorgenommen hat, würde es sich bei einer solchen Nachuntersuchung auch um die Feststellung der Chromosomenzahl der Kerne dieser parthenogenetischen Keimpflanzen handeln. Es ist zu erwarten, daß ihre Entwicklung unter Beibehaltung der haploiden Chromosomenzahl vor sich geht. Immerhin wird auch in diesem Falle das Ausbleiben der früher angenommenen autoregulativen Ergänzung zur diploiden Chromosomenzahl durch direkte Untersuchung festgestellt werden müssen.

Ähnliche Kernverhältnisse wie bei haploider Parthenogenesis kommen offenbar auch durch Merogonie zustande.

Unter Merogonie versteht man nach Delage (1899) die erfolgreiche Befruchtung eines künstlich kernlos gemachten Eifragmentes durch ein Spermatozoon. Die Möglichkeit dieser eigenartigen Entwicklungserregung ist zuerst von O. und R. Hertwig und von Boveri für Echinodermen-Eier nachgewiesen worden. Spätere Untersuchungen, insbesondere von Delage haben auch für Anneliden und Mollusken zu ähnlichen Resultaten geführt. Für das Pflanzenreich ist Merogonie erst in einem Falle und zwar gerade für eine Fucacee, *Cystosira barbata*[1]), durch Winkler (1901, S. 756) nachgewiesen worden. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die Möglichkeit ähnlichen Verhaltens auch bei anderen Pflanzen, vor allem natürlich bei anderen *Fucaceen*, mit schwimmenden Eiern gegeben sein wird.

Die Kernverhältnisse der durch Merogonie entstehenden Embryonen müssen mit denjenigen aus haploidkernigen Eizellen übereinstimmen, wenn, wie vorauszusetzen ist, das Eibruchstück wirklich völlig kernlos und der Kern des Spermatozoids die haploide Chromosomenzahl aufweist. Es liegt also eine völlige Analogie zur haploiden (generativen) Parthenogenesis vor, mit dem einzigen Unterschiede, daß die Kerne der neuen Pflanze hier nicht

[1]) Spontane Parthenogenesis ließ sich bei der untersuchten *Cystosira* nicht feststellen. Es gelang Winkler auch nicht, sie experimentell zu künstlicher Parthenogenesis zu veranlassen. Vielleicht wäre diese unter Zugrundelegung der neueren Erfahrungen Overtons an *Fucus* doch auch bei *Cystosira*-Arten zu erhalten. Einer Wiederholung der Versuche würden sich zweckmäßig Versuche mit Kombination von Merogonie und Bastasdierung anschließen.

vom Kern einer mütterlichen, sondern einer väterlichen Keimzelle abstammen und der entwicklungserregende Reiz nicht von der Umgebung ausgeht, sondern derselbe wie bei einer normalen Befruchtung ist [1]).

Von besonderem Interesse wäre es, an solchen haploid parthenogenetisch oder durch Merogonie entstandenen Pflanzen den Verlauf der Kernteilungen während der Entwicklung von Oogonien und Antheridien zu verfolgen. Die Ausbildung entwicklungsfähiger Geschlechtszellen ist nur dann zu erwarten, wenn die normalerweise zu Beginn der Oogonium- und Antheridium-Entwicklung erfolgende Chromosomenreduktion ausfällt und die entstehenden Gameten die den übrigen Zellen dieser Pflanzen zukommende haploide Chromosomenzahl aufweisen.

Über natürliche Parthenogenesis bei *Fucus* ist nichts bekannt. Dagegen ist das Vorkommen natürlicher Apogamie durch Beobachtungen von Sauvageau (1908a, S. 164) an *Fucus lutarius* festgestellt worden. Er hat an der großen Mehrzahl der zu wiederholten Malen beobachteten Pflanzen völlige Sterilität und Vermehrung durch Fragmentation des Thallus nachgewiesen. An den wenigen fertilen Exemplaren gelangten die Oogonien nur ausnahmsweise zur Ausbildung normaler Eizellen. Ein Austreten reifer Eizellen und Keimung von solchen wurde zwar nicht beobachtet. Immerhin schließt Sauvageau ausnahmsweise Entwicklung von Eizellen nicht völlig aus. Ob sie mit oder ohne Befruchtung möglich ist, muß dahingestellt bleiben, ebenso die Frage, ob *Fucus lutarius* wirklich eine selbständige Art darstellt, oder nicht vielmehr als Bastard zwischen anderen *Fucus*-Arten zu deuten ist (vgl. S. 179).

Angaben über Bastardierung bei Braunalgen sind noch recht spärlich. Von Interesse ist, daß die Möglichkeit künstlicher Bastardierung schon längst erkannt worden ist. Für das Vorkommen natürlicher *Fucus*-Bastarde wurden erst in neuester Zeit einigermaßen sichere Anhaltspunkte geliefert.

Künstliche Bastardierung zwischen *F. vesiculosus* und *F. serratus* hat schon Thuret (1854, S. 206) in Erweiterung seiner

[1]) Zu der herrschenden Auffassung der Merogonie, insbesondere zur Annahme, daß das Spermatozoid, welches in ein kernloses Eistück eindringt, dieses zur Weiterentwicklung veranlasse, bemerkt Oltmanns (1905, II. S. 68): „Man kann aber die Sache auch wohl umkehren und sagen, daß die Spermatozoiden durch Zufuhr von Nährmaterialien, von geeignetem Plasma usw. zum Wachstum befähigt werden. Ist das richtig, so läge eine männliche Parthenogenesis vor, und diese ist nichts Erstaunliches; wir wissen ja sicher, daß die männlichen Schwärmer von *Ectocarpus siliculosus* glatt keimen, wenn die Vereinigung mit einer weiblichen Zelle ausbleibt. Haben die Spermatozoiden der Fucaceen auch unter normalen Bedingungen die Fähigkeit zu isolierter Keimung eingebüßt, so könnte diese doch wieder erwachen, wenn sie entsprechend ernährt werden."

künstlichen Befruchtungsversuche durchgeführt. Da mehrere der ihm zur Verfügung stehenden Arten gleichzeitig fruktifizierten, benutzte er die Gelegenheit zu Kreuzungsversuchen in der Absicht, durch deren Ergebnisse einen neuen Beweis für die Sexualität dieser Pflanzen beizubringen. Die meisten der von ihm probierten Kreuzungen blieben ergebnislos[1]). Positive Resultate ergab nur die Kreuzung von *F. vesiculosus* und *serratus* und als Analogie zum Verhalten verschiedener höherer Pflanzen verdient hervorgehoben zu werden, daß er dabei nur mit der einen der beiden möglichen Kombinationen, nämlich mit *Fucus vesiculosus* ♀ × *Fucus serratus* ♂ Erfolg hatte.

Später ist Williams (1899, S. 187) auch bei Kreuzungen von *F. vesiculosus* × *Ascophyllum nodosum* zu ganz entsprechenden Resultaten gelangt. Veranlassung zu diesen Versuchen war die Auffindung einer in den äußeren Merkmalen intermediären Form zwischen *Fucus* und *Ascophyllum*, deren Konzeptakeln sowohl Antheridien wie Oogonien enthielten. Bei den Versuchen ergab nun *Ascophyllum* ♀ × *F. vesiculosus* ♂ keine Befruchtung, während bei der inversen Kreuzung *F. vesiculosus* ♀ × *Ascophyllum* ♂ leicht das Eindringen von *Fucus*-Spermatozoiden in die Eier von *Ascophyllum* festgestellt werden konnte. Die Weiterentwicklung dieser mit artfremdem Sperma befruchteten Eier wurde in der Kultur frühzeitig eingestellt. Meistens blieb es bei der Umhüllung der Eier mit einer Membran, nur etwa in 20 Fällen entstanden Keimpflanzen, die aber später ebenfalls zugrunde gingen. Damit ist allerdings, wie Oltmanns (1904, I. S. 523) bemerkt, noch nicht bewiesen, daß solche Bastarde in der Natur nicht vorkommen könnten.

Für die spontane Entstehung von Bastarden sind die Be-

[1]) Auch Kreuzungsversuche bei anderen Braunalgen sind ohne Erfolg geblieben. So berichtet Falkenberg (1879, S. 425): „Vollständig negative Resultate ergab der Versuch einer Wechselbefruchtung zwischen den naheverwandten *Cutleria*-Spezies *C. adspersa* und *C. multifida*, die, abgesehen von der Verschiedenheit ihrer Standorte, sich äußerlich nur durch geringe habituelle Differenzen unterscheiden. Empfängnisfähigen, zur Ruhe gekommenen Eiern der einen Spezies wurden lebhaft schwärmende Spermatozoiden der anderen Art hinzugesetzt. In solchen Fällen sah man die Spermatozoiden unter dem Mikroskop ziellos umherirren und endlich absterben, ohne an den Eiern der verwandten Spezies den Befruchtungsakt vollzogen zu haben." Das negative Resultat wurde auch bei mehrfacher Wiederholung der Versuche nicht modifiziert. Ganz anders aber war nach Falkenberg das mikroskopische Bild, „sobald man auf derartigen Präparaten den Spermatozoiden auch nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei der gleichen Spezies hinzusetzte. Wenige Augenblicke genügten, um sämtliche Spermatozoiden von allen Seiten her um dies eine Ei zu versammeln, selbst wenn dasselbe mehrere Zentimeter von der Hauptmasse der Spermatozoiden entfernt lag". Es scheint also nach dem Ausfall dieser Versuche mangelnde Anziehung zwischen artfremden Spermatozoiden und Eiern von *Cutleria* der Grund, oder einer der Gründe für das Ausbleiben der Kreuzung zu sein.

dingungen in der Natur schon dadurch gegeben, daß fast immer mehrere *Fucus*-Arten mit Arten anderer Gattungen zusammen vorkommen. Da sie auch ihre Geschlechtsorgane gleichzeitig entleeren, ist eine Wechselbefruchtung in gemischten *Fucus*-Wiesen leicht möglich. Daß Bastarde zwischen verschiedenen *Fucus*-Arten noch verhältnismäßig selten beobachtet worden sind, ist jedenfalls, ähnlich wie bei den *Characeen*, darauf zurückzuführen, daß bei all diesen in ihrer Gestalt sehr variabeln Pflanzen Hybriden nur sehr schwer von den Elternarten zu unterscheiden sind. Schon Thuret war aber der Ansicht, daß einige der angeblichen Varietäten des *Fucus vesiculosus* in Wirklichkeit Hybriden seien. Ihre Existenz geht vor allem aus den Befunden von Sauvageau hervor (1909, S. 832), der solche zu wiederholten Malen und an verschiedenen Standorten gefunden hat. Aus der Vergleichung eines dieser Bastarde mit seinen beiden Eltern (*Fucus serratus* und *F. vesiculosus*) glaubt er schließen zu dürfen, daß es sich bei diesem natürlichen Vorkommnis um das von Thuret experimentell erhaltene Kreuzungsprodukt *Fucus vesiculosus* ♀ × *F. serratus* ♂ handeln werde. Jedenfalls ist dieser Bastard eine Kreuzung zwischen zwei diözischen Arten. Ein zweiter von Sauvageau signalisierter Bastard *F. vesiculosus* × *platycarpus*, sowie der von Gard (1910, S. 890) beschriebene Bastard *F. ceranoides* × *platycarpus* haben dagegen einen diözischen und einen monözischen Elter. Welche Kombination der Eltern dieser beiden Bastarde vorliegt, ist noch nicht bekannt. Ebensowenig ist genau festgestellt, wie sich das Geschlecht dieser Bastarde verhält. Gard gibt an, daß die Konzeptakeln der von ihm untersuchten Bastard-Pflanzen neben einer großen Anzahl von Antheridien einige wenige und anormal entwickelte Oogonien enthalten hätten. Vielleicht wären bei Durchmusterung eines reicheren Materiales auch Exemplare mit vorherrschend weiblicher Geschlechtstendenz zu finden, die gleich dem von Sauvageau beschriebenen *F. lutarius* steril oder apogam sind.

Aus der Besprechung der bisherigen Angaben über künstliche Parthenogenesis und Bastardierung, das Vorkommen von natürlicher Apogamie und natürlichen Bastarden bei *Fucus* dürfte hervorgehen, daß auch dieser Verwandtschaftskreis verschiedene Bedingungen erfüllt, welche eine erfolgreiche Ausführung von Versuchen zur experimentellen Erzeugung apogamer Bastarde erfordert. Ungünstig ist, daß die Gameten von *Fucus* verhältnismäßig klein sind, im Inneren von geschlossenen Behältern erzeugt werden, die Geschlechtertrennung auch bei den sogenannten diözischen Arten, wie *F. vesiculosus* und *F. serratus* keine absolut konstante zu sein scheint und daher ein beträchtlicher Teil des Versuchsmateriales zur Sicherung gegen eventuelle, ungewollte legitime Be-

fruchtung durch beigemengte Spermatozoiden zu Kontrollversuchen Verwendung finden muß. Die Hauptschwierigkeit wird in der Aufzucht der durch künstliche Bastardierung erhaltenen Keimlinge bestehen. Während Vorversuche über künstliche Parthenogenese und künstliche Bastardierung, sowie die zeitweilige Kultur der dazu notwendigen Pflanzen auch in kleinen Seewasseraquarien möglich sein dürften, können die eigentlichen Versuche, die sich über einige Jahre zu erstrecken hätten, wohl nur an den natürlichen Standorten oder an marinen biologischen Stationen mit Aussicht auf Erfolg vorgenommen werden.

## 3. Phycomycetes.

Fortpflanzungsvorgänge, welche der Parthenogenesis und Apogamie bei autotrophen Thallophyten und höheren Pflanzen durchaus zur Seite zu stellen sind, sind unter den Pilzen besonders zahlreich innerhalb der *Phycomycetes*, welche sich in vegetativer Hinsicht und in den Fortpflanzungsvorgängen zum Teil den Konjugaten, zum Teil den Siphoneen anschließen lassen.

Die amphimiktischen Fortpflanzungsvorgänge der *Phycomycetes* führen zur Bildung von Dauersporen (Oosporen bei den *Oomycetes*; Zygosporen bei den *Zygomycetes*) mit diploiden Kernen und mit deren Keimung direkt oder nach Einschaltung von Sporangien oder Conidienträgern wiederum zur Bildung eines Vegetationskörpers. In Analogie zu den Vorgängen bei Konjugaten und Chlorophyceen ist zu erwarten, daß zu Beginn der Keimungsvorgänge sich ebenfalls eine Reduktion des Zygotenkerns abspielt und der ganze Vegetationskörper wieder die haploide Chromosomenzahl aufweist. Es werden auch die Phycomyceten zu denjenigen Pflanzen gehören, deren Vegetationskörper dem Gametophyten der höheren Pflanzen entspricht, welche also den Hauptteil ihrer Entwicklung in der Haplophase, als Haplobionten, zurücklegen.

### a) Amphimixis und Apomixis bei Mucoraceae und Saprolegniaceae.

Die einzelnen Familien der *Oomycetes* und *Zygomycetes* weisen Formen mit verschiedenartiger geschlechtlicher Fortpflanzung und andere mit Apomixis auf. Bewegliche Gameten, die bei den Algen so häufig sind, finden sich bei den *Phycomycetes* nur noch höchst selten vor. In den meisten Fällen sind die Gameten bewegungslos. Ihre Vereinigung wird durch Entstehung in nebeneinanderliegenden Zellen oder Behältern ermöglicht oder dadurch,

daß die letzteren nachträglich miteinander in Berührung treten und schließlich Verschmelzungsprozesse eingeleitet werden.

Bei den *Zygomycetes* handelt es sich dabei in der Hauptsache, wie bei den Konjugaten, um in Form und Größe (nicht aber in ihrem weiteren Verhalten) ziemlich gleichartige Zellen. An benachbarten Mycelästen entstehen keulenförmige Seitenäste, die ihre vordersten sich berührenden Partien durch je eine Querwand vom Tragfaden abgrenzen. Die so isolierten Zellen sind die Gameten, die miteinander in der Regel zu einer dickwandigen Zygote verschmelzen, in deren Plasma durch Verschmelzung von Kernen ein oder eine größere Anzahl von Zygotenkernen entstehen.

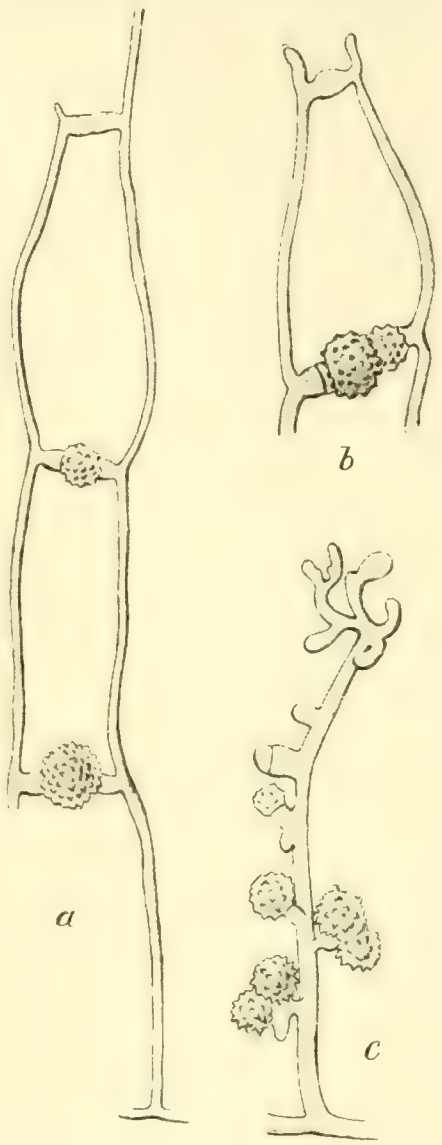



Fig. 53. Zygosporen- und Azygosporenbildung bei *Mucor racemosus* und *M. tenuis*. *a* normale Zygosporenbildung, *b* Azygosporenbildung von *M. racemosus*. *c* azygosporentragender Ast von *M. tenuis*. Nach Bainier (1883, Taf. 17, Fig. 6, Taf. 18, Fig. 9 und Taf. 19, Fig. 11. Aus Winkler (1908, Fig. 1, S. 311).

Viele *Zygomycetes* sind zur Bildung von Azygosporen befähigt, das heißt von Dauersporen, welche bei ähnlichem Bau und Größe wie die typischen Zygosporen nicht durch Kopulation zweier Gameten entstehen. Sie gehen aus der Endzelle eines Gametenastes hervor, sei es, daß sich überhaupt nur ein Kopulationsast bildet, oder daß die Gameten zweier Äste sich nicht vereinigen, sondern jede für sich eine Azygospore erzeugt. Die Zahl der zu dieser Modifikation der Sporenbildung befähigten Zygomyceten ist, wie Winkler (1908, S. 311) anführt, wahrscheinlich ziemlich groß. Ob die Bildung der Azygosporen als echte Parthenogenesis angesehen werden darf, läßt Winkler unentschieden, weil cytologische Untersuchungen hierüber noch fehlen. Da bei der normalen Zygosporenbildung Kernverschmelzungen auftreten, hält er es für sehr wohl denkbar, daß auch in der reifenden Azygospore die Kerne paarweise miteinander kopulieren. Sollten solche Kernverschmelzungen erfolgen, so würde es sich um einen Vorgang handeln, der mit diploider Parthenogenesis verglichen werden könnte; würden sie ausbleiben, läge ein der haploiden Parthenogenesis ähnliches Verhalten vor.

Im ersteren Falle müßte die Keimung nach einer Reduktionsteilung, im letzteren aber ohne solche erfolgen. Beide Fälle ließen sich sehr wohl als Möglichkeiten der fakultativen Parthenogenesis von Formen denken, die daneben noch zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt sind.

Für zwei Mucorarten, *M. neglectus* und *tenuis* (vgl. Fig. 53c), sind bis jetzt überhaupt nur Azygosporen bekannt geworden. Es lohnt sich daher, wie mir scheint, durch Kulturversuche zu prüfen, ob nicht neben Formen mit fakultativer Azygosporenbildung auch solche vorkommen, für welche diese Art der Fortpflanzung obligat ist. Ferner ist zu prüfen, ob die Ausbildung vereinzelt bleibender Kopulationsäste, das Ausbleiben der Gametenverschmelzung gepaarter Schläuche auf einem Geschlechtsverlust beruht, der seine Ursache nach unserer Hypothese in einer durch hybriden Ursprung zustande gekommenen, unreduzierten di- oder polyploiden Chromosomenzahl hat.

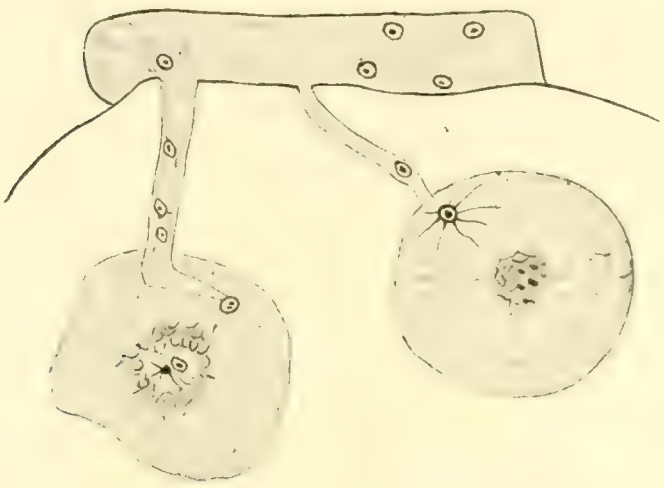


Fig. 54. Befruchtungsvorgang bei *Achlya de Baryana*. Austritt von Spermakernen aus den Befruchtungsschläuchen eines Antheridiums in Eier eines Oogoniums. Nach Trow (1904, Taf. 36, Fig. 26), aus Winkler (1908, Fig. 3, S. 314).

Bei den *Oomycetes* herrscht ausgesprochene Oogamie vor. In der Regel tritt durch einen Befruchtungsschlauch Antheridiuminhalt in Oogonium und Ei über. Im einzelnen liegen die Verhältnisse allerdings weitgehend verschieden. Die verschmelzenden Protoplasten sind nach ihrer Anlage ein- bis vielkernig, wobei die Vielkernigkeit bis zum Plasmaübertritt erhalten bleiben kann und an Stelle einer einzigen Kernpaarung deren zahlreiche — also eine Vereinigung sog. Coenogameten — stattfindet.

Apomixis, im besonderen Parthenogenesis, ist bei den Oomyceten vielleicht noch verbreiteter als bei den Zygomyceten. Lotsy (1907, S. 151) teilt sie nach der Art der Fortpflanzung sogar direkt in zwei Gruppen ein, die auf Landpflanzen schmarotzenden *Peronosporeae*, bei welchen echte Befruchtung herrscht, und die wasserbewohnenden, zum Teil schmarotzenden, zum Teil saprophytischen *Saprolegnieae*, bei deren Vertretern die Amphimixis zum größeren Teil durch Apomixis ersetzt ist.

Die Sexualität der *Saprolegniaceae* ist mehr als drei Dezennien Gegenstand eingehender Kontroversen gewesen. Pringsheim (1874,

S. 192) wies nach, daß einzelne Saprolegniaceen imstande sind, Oosporen ohne Befruchtung auszubilden. Dagegen war er der Ansicht, daß bei den anderen eine wirkliche Befruchtung vorkomme, und er versuchte den Nachweis zu leisten, daß die parthenogenetischen Formen nicht besondere, spezifisch selbständige Arten, sondern nur parthenogenetische Formen der antheridientragenden und damit wohl befruchtungsfähigen Arten seien. De Bary (1884, S. 154) hat die sämtlichen Vertreter der Familie als parthenogenetisch betrachtet, in der Annahme, daß nicht nur bei einzelnen Arten Antheridien in der Regel fehlen, sondern dieselben auch da, wo sie vorkommen, ihre Funktion völlig verloren hätten. Von neueren Autoren haben ebenfalls mehrere Parthenogenesis für alle Vertreter der Familie angenommen, andere dagegen ihr Vorkommen auf einzelne Arten oder Formen beschränkt. So haben Trow (1904) für *Achlya de Baryana* (vgl. Fig. 54), Claußen (1908) für *Saprolegnia monoica* und Mücke (1908 b) für *Achlya polyandra de Bary* (vgl. Fig. 55) eine wirkliche Befruchtung festgestellt. Ebenso sicher findet sich aber bei anderen Arten Sporenbildung ohne Befruchtung. Dabei betrifft bei gewissen Arten, wie *Saprolegnia mixta*, die Unterdrückung der Antheridiumbildung nur einzelne Individuen *(S. mixta f. apogama)*, während bei anderen, wie *Saprolegnia monilifera*, die Antheridien immer fehlen sollen. Richtig sind auch sicher die Beobachtungen, daß bei anderen Arten zwar Antheridien gebildet werden, aus ihnen dagegen keine Befruchtungsschläuche hervorgehen, oder sich solche wohl an die Eier anlegen, dagegen keinen Inhalt in dieselben übertreten lassen. Eine solche Verschiedenartigkeit im Grade der Rückbildung und des Funktionsverlustes der männlichen Organe ist nach allem, was bei autotrophen Pflanzen, z. B. bei den *Pteridophyten*, bekannt geworden ist, nicht weiter verwunderlich.

In cytologischer Hinsicht sind die Saprolegniaceen noch nicht so eingehend untersucht worden, daß über das Wesen der Parthenogenesis genügender Aufschluß erhalten worden wäre. Nicht zu bezweifeln ist, daß in dieser Familie eine ganze Reihe von Fällen haploider Parthenogenesis vorkommt, denen bei den autotrophen Pflanzen etwa die Bildung der Parthenosporen von Zygnemaceen als Analogon zur Seite gestellt werden kann. Wie bei den *Zygnemaceae* werden auch bei den *Saprolegniaceae* generativ vor allem die Fälle fakultativer Parthenogenesis sonst normal geschlechtlicher Arten sein. Das gilt wohl für Formen wie *Saprolegnia mixta*, an welcher nach Klebs (1899, S. 563) auf natürlichem Substrat unter günstigen Bedingungen etwa die Hälfte, unter weniger günstigen manchmal nur 10—20 % aller Oogonien An-

theridien aufweisen. Bestimmte Kulturbedingungen unterdrückten die Antheridiumbildung völlig. Trotzdem entstanden in den Oogonien zahlreiche Oosporen, die in keiner Weise von befruchteten zu unterscheiden waren.

In Fällen sicher habitueller Parthenogenesis von Arten, denen, wie *Saprolegnia mixta f. apogama*, die Antheridien völlig fehlen, könnte dagegen ebensowohl diploide Parthenogenesis vorliegen. Für die Bestätigung dieser Annahme steht noch die Entscheidung aus, ob wirklich Sporenbildung ohne Befruchtung bei Saprolegniaceen echte Parthenogenesis ist, oder ob vielleicht die Amphimixis durch einen automiktischen Vorgang ersetzt wird. Bei den zuletzt genannten Formen werden die Eier infolge Degeneration der meisten Kerne im Laufe ihrer Entwicklung einkernig, Kernverschmelzungen scheinen zu fehlen und Sporenbildung mit Ausschaltung der geschlechtlichen Fortpflanzung vorzuliegen. Eine sichere Entscheidung dieser Fragen ist wiederum nur durch eingehende entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen möglich. Die Schwierigkeiten aber, die bis jetzt eine sichere Lösung nicht gestattet haben, werden auch in Zukunft nicht viel geringer sein. Sie liegen vor allem in der geringen Kerngröße, der allerdings etwas ausgleichend sehr niedrige Chromosomenzahlen gegenüberstehen. Für *Saprolegnia monoica* hat Claußen (1908) eine Chromosomenzahl von ca. 10—14 gefunden, Mücke (1908b) für *Achlya polyandra* sicher mehr als 8 Chromosomen. Für andere verwandte Oomyceten sind früher Chromosomenzahlen zwischen 2 und 12 angegeben worden. Bei den Zygomyceten soll nach den Untersuchungen von Moreau die Chromosomenzahl einer ganzen Anzahl von Formen nur 2 betragen.

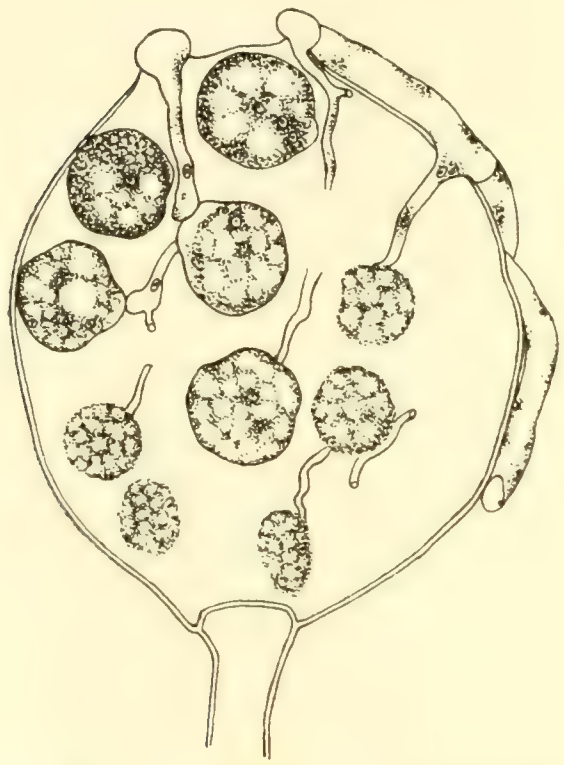


Fig. 55. Oogonium von *Achlya polyandra de Bary* mit reifen Eiern und Befruchtungsschläuchen. Eine Anzahl Eizellen sind eben befruchtet worden, doch ist die Verschmelzung der männlichen und weiblichen Gametenkerne noch nicht erfolgt. Nach Mücke (1908, Taf. 6, Fig. 7).

### b) Experimentelle und natürliche Bastardierung bei Zygo- und Oomyceten.

Kreuzungsversuche können weder bei *Zygo-* noch bei *Oomycetes* durch Zusammenbringen der Geschlechtsprodukte, sondern nur durch Mischkulturen versucht werden. Eine ganze Anzahl in morphologischer Hinsicht zu solchen Versuchen vorzüglich geeigneter Vertreter aus der Familie der *Peronosporeae* scheiden als Versuchsobjekte aus, weil sie sich noch nicht oder nicht gut auf künstlichem Substrate ziehen lassen, weil sie als Parasiten vielfach an besondere Wirtpflanzen angepaßt sind und gleichzeitige Kultur verschiedener, für Kreuzungen in Frage kommender Arten auf demselben Wirte deshalb zu keinen Resultaten führen wird. In vorzüglicher Weise würde dagegen die Forderung leichter Kultivierbarkeit für die meist saprophytischen Vertreter der *Saprolegniaceae* wie auch für zahlreiche Zygomyceten erfüllt sein. In anderer Beziehung allerdings sind die fertilen Saprolegniaceen zu Kreuzungsversuchen wieder ungünstig. Die meisten sind monözisch, erzeugen Oogonien und Antheridien auf demselben Thallus und sind dadurch gewissermaßen schon zur Selbstbefruchtung eingerichtet. Das Gleiche ist bekanntlich auch bei der morphologisch mit den *Saprolegniaceae* weitgehend übereinstimmenden Grünalge *Vaucheria* der Fall. Es kommt daher sowohl für *Vaucheria* wie für die *Saprolegniaceae* nur die Möglichkeit in Betracht, durch Variation der Kulturbedingungen an Individuen monözischer Arten die Ausbildung der einen Sexualorgane zu unterdrücken und hernach die künstlich eingeschlechtlich gemachten Individuen zu Bastardierungszwecken zu benützen. Nach den Versuchsergebnissen von Klebs (1899, S. 588) sollte dies möglich sein, denn es ist ihm gelungen, die Antheridiumbildung von *Saprolegnia mixta* in reinen Lösungen von Hämoglobin, saurem apfelsaurem Ammon und Leuzin gänzlich zu unterdrücken, oder dieselbe nur bei einem Teil der Oogonien hervorzurufen, wenn den genannten Substanzen Phosphate zugefügt wurden. So dürften also auch für andere Saprolegniaceen die eine solche Umstimmung der Entwicklungsrichtung veranlassenden äußeren Bedingungen leichter als für die meisten anderen Pflanzen festzustellen sein und die sichere Erzeugung eingeschlechtlicher Kulturen wohl auf nicht allzugroße Schwierigkeiten stoßen.

Hinsichtlich der leichten Kultivierbarkeit sind die *Zygomycetes* für die angegebenen Versuche den *Saprolegniaceae* zum mindesten ebenbürtig, hinsichtlich ihrer Sexualität und der Geschlechtsverteilung bedeutend überlegen. Durch die Versuche von Blakeslee (1906) ist zum ersten Male nachgewiesen worden, daß trotz morphologischer Übereinstimmung der im Kopulationsvorgang

miteinander in Verbindung tretenden Äste die Vegetationskörper vieler *Mucoraceae* heterothallisch sind, d. h. qualitative Unterschiede aufweisen und Zygosporenbildung nur zwischen den Gameten geschlechtlich verschieden gestimmter Mycelien möglich ist.

Schon 1904 hat Blakeslee nicht weniger als 12 Spezies aus den Gattungen *Mucor*, *Rhizopus*, *Phycomyces* und *Absidia* festgestellt, welche in dieser Art zwei Thallusformen aufweisen, deren Vereinigung zur Bildung von Zygosporen notwendig ist. Da die beiden zur Kopulation erforderlichen Formen weder die morphologischen noch die physiologischen Merkmale besitzen, welche bei anderen Organismen männliche und weibliche Individuen unterscheiden, hat Blakeslee die beiden Formen heterothallischer *Mucoraceen* als deren (+) und (—) Form bezeichnet.

Neben heterothallischen Mucoraceen sind nun auch sogenannte homothallische Arten bekannt, die nur eine einzige, für sich allein zygosporenbildende Thallusform besitzen. Da diese befähigt ist, sowohl mit der (+) als mit der (—) Form heterothallischer, verwandter Arten in Kopulation zu gehen, muß ihr Thallus die Geschlechtstendenzen der (+) und (—) Form der heterothallischen Arten in sich vereinigen. Er ist also nicht neutral, sondern zweigeschlechtlich oder (+ —), wobei bei der gewöhnlichen Form der Fortpflanzung die in einem Thallus vereinigten (+) und (—) Tendenzen sich erst bei der Anlage der Kopulationsäste trennen und ebenfalls (+) und (—) Gameten liefern.

Für unsere Bastardhypothese dürfte nun auch die Ansicht von Blakeslee über das genetische Verhältnis der heterothallischen und homothallischen Formen sprechen. Er betrachtet die heterothallischen Formen mit ihrer scharfen Geschlechtstrennung und obligaten Kopulation trotz des Fehlens morphologischer Geschlechtsunterschiede als den ursprünglichen und vorwiegenden Typus der Mucorineen. Die homothallischen Formen sind nach ihm abgeleitete Ausnahmefälle. Ihre verschieden weitgehende Heterogamie[1]), die sich in Ungleichheit der Größe, Form und Farbe der Gametenäste und Gameten äußern kann, ist ihm das Resultat einer Tendenz zum Abortus, welche zum Ausbleiben der Zygosporen-

[1]) In seiner letzten Publikation (1915) hat Blakeslee gezeigt, daß die verschieden großen Gameten auch wirklich verschiedenen Geschlechtes sind, die größeren Gameten weiblich und die kleineren männlich. Eine sexuelle Reaktion wurde nämlich erhalten zwischen (+) Formen heterothallischer und den kleineren Gameten homothallischer Arten einerseits und eine entsprechende Reaktion zwischen den (—) Stämmen heterothallischer und den größeren Gameten homothallischer Arten anderseits. Der Schluß ist wohl richtig, daß auch die (+) Form der heterothallischen *Mucor*-Arten weiblich und die (—) Form männlich ist.

bildung und Produktion von Azygosporen und anderen ohne Sexualität entstehender Vermehrungsorgane und Zellen führt. Für den Fall nun, daß einzelne dieser automiktischen oder apogamen, homothallischen Formen die doppelte Chromosomenzahl verwandter heterothallischer Formen aufweisen, könnten ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie in den vorstehenden Kapiteln für die Entstehung der diploiden und apogamen *Chara crinita* angenommen worden sind.

Versuche über Bastardierung mit *Mucoraceae* und *Saprolegniaceae* sind bereits angestellt worden. Für die Mucorineen speziell sind Kreuzungsversuche zwischen (+) und (—) Formen verschiedener Spezies, ja von Spezies verschiedener Gattungen von Blakeslee häufig zur Bestimmung der Vorzeichen des Thallus oder der beiden Thallusformen neu zu untersuchender Arten und Formen gebraucht worden. Sexuelle Affinität zwischen Formen verschiedenen Vorzeichens zeigte sich auch in diesen Versuchen durch Bildung von Kopulationsschläuchen an, die sich an ihren Enden berührten und zum Teil zur Abgliederung der Gameten durch Querwände übergingen. So ist solche sexuelle Attraktion zwischen *Phycomyces nitens* (+) und *Mucor mucedo* (—), zwischen *Phycomyces* (—) und *Mucor* (+) festgestellt worden. Kreuzung der Gameten und nachfolgende Entwicklung von Heterozygoten ist allerdings bei solchen Versuchen, wie es scheint, nicht eingetreten. Es gingen die beiden Gameten nach gegenseitiger Berührung höchstens zur Bildung von doppelten Azygosporen über, von denen jede natürlich nur die Erbmerkmale ihres Erzeugers aufwies und dessen Thallus reproduzierte. Nicht ausgeschlossen ist, daß zielbewußt angestellte und durchgeführte weitere Versuche mit näher verwandten Arten unter Modifikation der Kultur- und Entwicklungsbedingungen vielleicht doch zur Bildung von Heterozygoten und von Bastarden führen.

Das erste der beiden Ziele ist inzwischen auch erreicht worden. Saito und Naganishi (1915) sind bei weiteren Kreuzungsversuchen zu dem Resultate gekommen, daß in bestimmten Fällen die Entwicklung von Zygosporen zwischen den Mycelien verschiedener Arten erzielbar ist. So wurden z. B. bei verschiedenartigen Kombinationen von *Mucor javanicus* (+ und —), *circinelloides* (+) und *M. alternans* (—) eine mehr oder weniger reichliche Menge Zygosporen gebildet (vgl. Fig. 56, 1); in einzelnen Kombinationen anderer Arten, wie z. B. zwischen *M. racemosus* (—) und *M. erectus* (+) blieb die Kreuzung unvollständig (Fig. 56, 2). Im allgemeinen gelingt nach den Feststellungen von Saito und Naganishi die Kreuzung um so leichter, je näher verwandt die zusammengebrachten Arten sind.

Daß aber die Kreuzung keineswegs mit der systematischen Verwandtschaft parallel läuft, geht auf das Schlagendste daraus hervor, daß *M. javanicus* (+) × *M. dubius* (—) in geringer Anzahl Heterozygoten liefert, während die reziproke Kreuzung, *M. javanicus* (—) × *M. dubius* (+) zu keinem positiven Resultat führt. Leider bildet den Schluß dieser interessanten Mitteilung der Satz: „Es ist uns bis jetzt nicht gelungen, die durch Kreuzungen zwischen verschiedenen *Mucor*-Arten entstandenen Zygosporen zur Keimung zu bringen, und wir haben darum die nächste Generation nicht

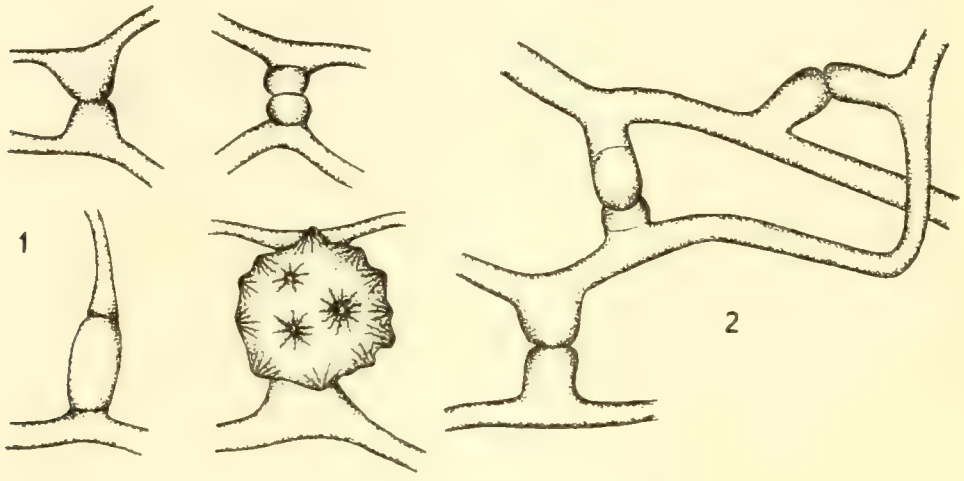



Fig. 56. Kreuzung zwischen verschiedenen *Mucor*-Arten. 1. Verschiedene Entwicklungsstadien aus dem Verlaufe der Zygosporenbildung zwischen *M. javanicus* (+) und *M. alternans* (—). 2. Unvollständige Kreuzung zwischen *M. erectus* (+) und *M. racemosus* (—). Nach Saito und Naganishi (1915, Taf. 6, Fig. 2 u. 9).

näher untersuchen können.“ Auch diese Schwierigkeit wird bei weiterem Arbeiten wohl zu überwinden sein und das Studium der *Mucor*-Bastarde und ihrer Fortpflanzungserscheinungen beginnen können.

Natürliche Vorkommnisse, die mit einiger Sicherheit als Bastardierung in Anspruch genommen werden können, liegen zurzeit bei den *Phycomycetes* erst wenige vor. Von Literaturstellen, die auf die Möglichkeit spontaner Bastardierung in der Natur hinweisen, seien zwei angeführt.

Schon Pringsheim gibt eine Abbildung (vgl. Fig. 57) männlicher Äste von *Achlya polyandra*, die sich an das Oogonium einer dazwischen wachsenden *Achlya racemosa* angelegt haben und bemerkt, „sie bilden hier Antheridien und beginnen, mit den weiblichen Befruchtungswarzen kopuliert, eine Bastardierung“. Ob der Anschmiegung der männlichen Äste, resp. der Bildung der Antheridien wirklich ein Befruchtungsakt nachgefolgt ist, oder ob es bei

der Berührung der beiden Organe blieb, muß natürlich dahingestellt bleiben. Jedenfalls spricht die mitgeteilte Tatsache doch für die Möglichkeit gelegentlicher Befruchtungsversuche zwischen verschiedenen Saprolegniaceen.

Ein interessantes Beispiel vermutlich natürlicher Bastardierung bei Mucorineen wird von Vuillemin (1908, S. 31) besprochen. Auf *Mycena,* die er von Sydow aus Zehlendorf bei Berlin erhalten hatte, fand er die habituell agamen *Spinellus chalybeus* und *Sp. macrocarpus* vor, den ersteren mit heterogam entstandenen Zygo-

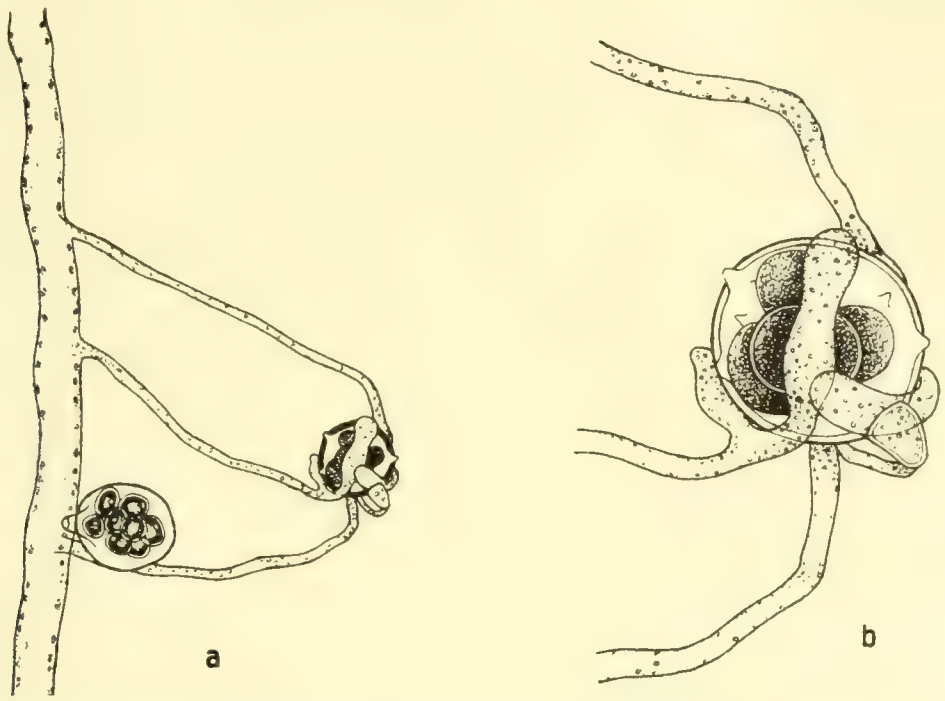



Fig. 57. Bastardierung zwischen *Achlya polyandra* und *A. racemosa.* *a* Oogonium und männliche Äste der *A. polyandra.* Die letzteren haben sich an das Oogonium (vergr. in Fig. *b*) von *A. racemosa* angelegt und Antheridien gebildet, welche in die Befruchtungswarzen dieses Oogoniums eindringen. Nach Pringsheim (1873/74, Taf. 13, Fig. 1 und 6).

sporen. Von den beiden ungleichen Kopulationsästen (vgl. Fig. 58) nahm der kleinere und zarter gebaute seinen Ursprung aus einem dünnfädigen Thallus, der dickere dagegen aus viel robusteren Fäden. Da solche beträchtliche Unterschiede weder im Thallus noch in den Fruktifikationsteilen der (+) und (—) Form irgend einer heterothallischen Art vorkommen, schien ihm ein heterothallischer Ursprung der Sporen ausgeschlossen. Ebenso wenig aber glaubte er sich berechtigt, die als Folge der sexuellen Annäherung von Progameten entstandenen Sporen als hybride Zygosporen auffassen zu dürfen, sondern zog dafür die folgende Erklärung vor: „La sexualité ou du moins l'exogamie en voie d'extinction chez le *Spinellus rhombosporus* disparaît presque complé-

tement chez les *Spinellus macrocarpus* et *chalybeus* qui s'y relient d'ailleurs assez étroitement. La première espèce est souvent apogame, les deux autres sont habituellement agames. Mais les affinités sexuelles peuvent encore être réveillées par l'excitation réciproque des thalles des deux espèces." In seinem Untersuchungsmaterial fand Vuillemin nur jugendliche Progameten und anderseits fast reife Sporen. Daher war es ihm unmöglich festzustellen, ob auch von *Sp. macrocarpus* eine Gamete abgegliedert wurde, oder ob die Ausbildung der Spore infolge sexueller Reizwirkung ausschließlich von *Sp. chalybeus* ausging. Die

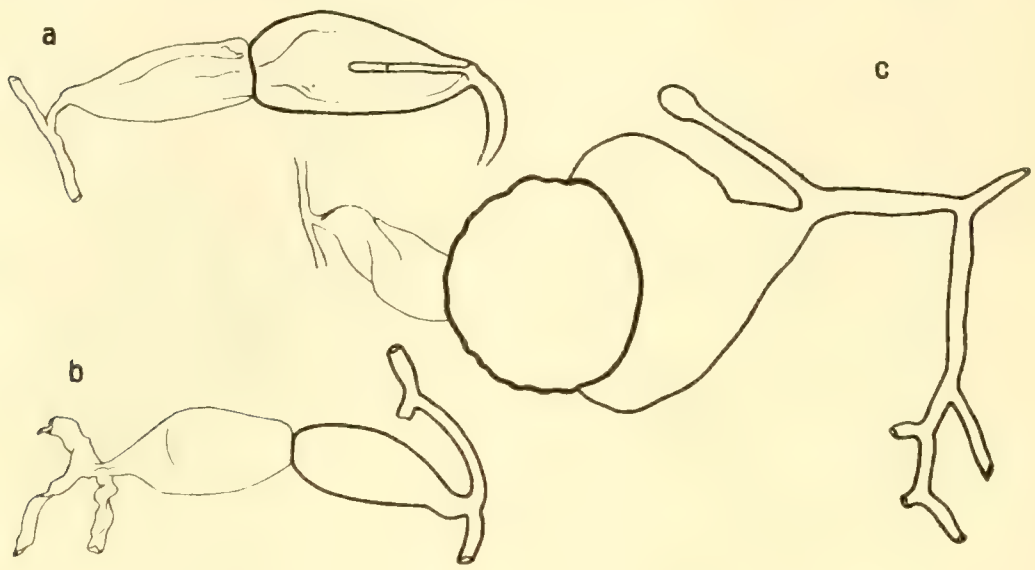



Fig. 58. Heterozygotenbildung zwischen *Spinellus chalybeus* und *Sp. macrocarpus*. *a* und *b* mit ausgewachsenen, sich berührenden Kopulationsästen, Gameten noch nicht abgegrenzt. *c* Heterogame Kopulation: reife Zygospore (oder Parthenospore?). In allen drei Figuren gehören die dünnfädigen und dünnhäutigen Myceläste mit dem kleineren Suspensor dem *Sp. macrocarpus* an, die dickwandigen, festen und weiteren Schläuche mit dem in *c* auffallend großen, ungefähr feigenförmigen Suspensor dagegen dem *Sp. chalybeus*. Nach Vuillemin (1904, Taf. IV, Fig. 2—4).

Keimung der entstandenen Sporen, ebenso die künstliche Vereinigung von *Sp. macrocarpus* und *chalybeus* ist Vuillemin nicht gelungen. Die interessante Frage sei den Mykologen erneut zur Prüfung, natürlich auf Grund der Kulturmethoden von Blakeslee und in Berücksichtigung der in dieser Studie gegebenen Fragestellung, empfohlen.

Trotzdem das Vorkommen natürlicher Artbastarde unter den geschlechtlichen Pilzen nicht absolut feststeht und Kreuzungsversuche mit sicher positivem Ergebnis zurzeit noch fehlen, werden die geschlechtlich gebliebenen Pilze für die in Frage kommenden Versuche günstiger sein als die meisten Verwandtschaftskreise mit parthenogenetischen und apogamen autotrophen Thallophyten.

Ihre Fortpflanzungserscheinungen sind weniger von nicht regulierbaren oder nicht ausschaltbaren Faktoren abhängig. Sie lassen sich leichter unter genau bestimmten Bedingungen kultivieren und vor allem sind sie in ihrer vegetativen Entwicklung wie auch in der Fruktifikation nicht an die Jahreszeiten gebunden. Daher werden solche Versuche mit Pilzen auch weniger Zeit in Anspruch nehmen und vielleicht mehrere Generationen sich in einem Jahre erzeugen lassen.

Die Hauptschwierigkeit wird wieder in der Gewinnung und sorgfältigen Untersuchung des Ausgangsmateriales liegen. Vor allem wird darauf zu achten sein, daß die zu Kreuzungen zur Verwendung kommenden Stämme vorher über einige Generationen auf die Gesammtheit der sichtbaren Merkmale, auf die Konstanz ihres Geschlechtes und der Befruchtungsbedürftigkeit, sowie das Fehlen von Apogamie untersucht werden.

Ist durch Bastardierung zwischen heterothallischen *Mucoraceae* z. B. eine homothallische Form mit Geschlechtsverlust zu erzeugen, so wäre darin zunächst einmal der Nachweis dafür zu sehen, daß auch die bekannten homothallischen Formen hybriden Ursprungs sein könnten. Diese Formen sind übrigens, wie Vuillemin (1908, S. 30) hervorhebt, auch die einzigen *Mucorineae,* welche auf *Dicranophora, Sporodinia* und *Spinellus* schmarotzen, was ebenfalls für ihre abgeleitete Natur spricht. Ein solches Ergebnis würde auch, wenigstens indirekt, plausibel machen, daß zahlreiche andere Pilz-Formen einen ähnlichen Übergang von typischer Sexualität zu Apomixis oder Automixis als Folge von Bastardierung in der Ascendenz und gleichzeitig oder allmählich eine Änderung der Lebensweise, z. B. Anpassung an Parasitismus, erfahren haben können.

## B. Moose.

Lebermoose und Laubmoose mit parthenogenetischer oder apogamer Fortpflanzung sind bis jetzt noch nicht bekannt; dagegen liegen zahlreiche Angaben vor über völligen Geschlechtsverlust von Laubmoosen und Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung und des antithetischen Generationswechsels durch apomiktische Vermehrung des Gametophyten. Angaben über künstliche Parthenogenesis bei Moosen fehlen. Dagegen sind schon zu verschiedenen Malen Vorkommnisse beschrieben worden, welche die Existenz natürlicher Moosbastarde wahrscheinlich machen.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß infolge des eigenartigen Generationswechsels der Moose und des von Pteridophyten und Angiospermen abweichenden morphologischen und physio-

logischen Verhältnisses der beiden Generationen auch die Bastarde der Moose im Vergleich zu denjenigen der höheren Pflanzen ganz besondere Eigentümlichkeiten aufweisen werden.

In der modernen Vererbungslehre, die sich bis jetzt in der Hauptsache auf Untersuchungen an Angiospermen beschränkt hat, bezeichnet man bekanntlich die zur Kreuzung verwendeten Individuen als Parentalgeneration ($P_1$-Generation), die aus den Heterozygoten hervorgehenden primären Bastarde als erste Filialgeneration ($F_1$-Generation). Unter der $F_2$-Generation versteht man die aus den Vereinigungsprodukten der Gameten von $F_1$ entstehende zweite Filialgeneration usw. Diese Bezeichnungen sind einigermaßen irreführend. Sie sind ohne Rücksicht auf den Umstand gewählt worden, daß sich auch bei den Blütenpflanzen die von einer Zygotenbildung bis wiederum zu einer Zygotenbildung erstreckende Entwicklung aus zwei sehr verschieden hoch ausgebildeten Entwicklungsformen zusammensetzt, dem vegetativ stark entwickelten Sporophyten und dem reduzierten Gametophyten, für welche schon längst die Bezeichnung Generation vergeben worden ist und deren regelmäßiger Wechsel als Generationswechsel oder antithetischer Generationswechsel in der Botanik bekannt ist.

Sollen nun die in der Vererbungslehre angenommenen Bezeichnungen der $P_1$-, $F_1$-, $F_2$-, usw. Generationen von den Angiospermen auch auf die Pflanzen mit morphologisch selbständigen Gametophyten übertragen werden, so wird von einer $F_1$-Sporophyten-Generation und einer $F_1$-Gametophyten-Generation, von einer $F_2$-Sporophyten- und einer $F_2$-Gametophyten-Generation usw. zu sprechen sein.

Da bei den Moosen die aus der befruchteten Eizelle hervorgehende Sporophyten-Generation nicht als selbständiger Organismus, sondern in Verbindung mit dem Gametophyten, als dessen „Fruchtkapsel“ ausgebildet wird, muß bei einer Bastardierung zunächst das Sporogonium, als $F_1$-Sporophyt-Generation, Bastardcharakter zeigen. Auf dem normalen Gametophyten einer Moosart wird man also nach artfremder Befruchtung ein Sporogonium finden, das eventuell, wie Focke schreibt (1881, S. 426), „in seinen Eigenschaften die Mitte hält zwischen dem normalen Sporogonium der mütterlichen Stammart, aus welcher es hervorgeht und dem Sporogonium der väterlichen Stammart. Man hat also ein normales Laubmoos mit einer hybriden Kapsel vor sich“. Was bis jetzt von Moosbastarden sicher beobachtet worden ist, sind, wenigstens in den von Focke (1881, S. 427) angeführten Beispielen, ausschließlich $F_1$-Bastard-Sporophyten auf Gametophyten der mütterlichen Stammart. Er nennt von solchen:

*Funaria fascicularis Schmp.* ♀ × *hygrometrica Sibth.* ♂, *Orthotrichum anomalum Hedw.* ♀ × *stramineum Hornsch* ♂, *Grimmia tergestina Tommas* ♀ × *Gr. orbicularis Br. et Schmp.* ♂ und ferner den Gattungsbastard *Physcomitrium pyriforme Brid.* ♀ × *Funaria hygrometrica Sibth.* ♂. Kerner (1891, II. S. 570) führt das Vorkommen mehrerer Bastarde zwischen den in tiefen Sümpfen und Wassergräben vorkommenden Arten *Hypnum aduncum, fluitans, lycopodioides* usw. an. Die Durchsicht der neueren bryologischen Literatur würde wohl weitere Beispiele ergeben.

Gelegenheit zur spontanen Bildung natürlicher Bastarde ist bei den Moosen wiederum in solchen Verwandtschaftskreisen besonders häufig, die reich an diözischen Arten sind. An solchen ist nun kein Mangel. Correns (1899, S. 434) hat auf Grund von Limprichts Laubmoosflora und Schimpers Synopsis die Verteilung der Geschlechtsorgane für 915 Arten zusammengestellt. Von diesen sind nur 48 zwittrig (5,3 %), 354 (38,7 %) einhäusig, 500 (54,6 %) zweihäusig und 13 (1,4) %) polygam.

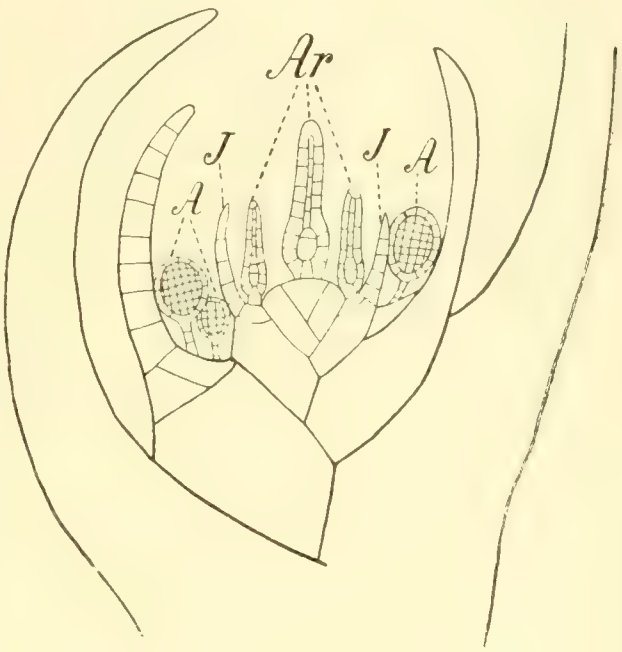



Fig. 59. Schema für die Verteilung der Sexualorgane am Scheitel eines monözischen, foliosen Lebermooses (Längsschnitt durch die Spitze des Stämmchens). *A* Antheridium, *Ar* Archegonium, *J* in der Entwicklung stark gehemmte, seitlich miteinander vereinigte Blätter, die später das Perianth bilden. Aus Goebel (1913, S. 144, Fig. 141).

Das gesellige Vorkommen mehrerer Arten derselben oder verschiedener Gattungen und ihre Vereinigung in größeren Rasen wird für die weiblichen Pflanzen diözischer Arten, ähnlich wie S. 110 für die diözischen *Characeen* auseinandergesetzt worden ist, vielfach Erschwerung oder Ausschluß der normalen Befruchtung und anderseits die Möglichkeit zu Bastardierungen zur Folge haben. So ist zum Beispiel die Entstehung der Bastardfrüchte *Grimmia tergestina* × *Gr. orbicularis* zu erklären, deren Kenntnis wir Philibert verdanken. Philibert (1873) hat festgestellt, daß die diözische *Gr. tergestina* in der Umgebung von Aix überall da, wo sie in Menge auftritt, reichlich fruktifiziert. Wo sie vereinzelt auftritt, sollen dagegen die kleineren und schwächlich ausgebildeten männlichen Pflanzen sehr häufig fehlen und die Fruktifikation ausbleiben. An denjenigen Standorten, wo die Ver-

breitungsgebiete der *Gr. tergestina* in dasjenige der *Gr. orbicularis* übergehen, fanden sich nicht selten weibliche Pflanzen der *Gr. tergestina* mit hybriden Früchten in und zwischen Rasen der monözischen *Gr. orbicularis* eingestreut. Die schöne und genaue Untersuchung läßt keinen Zweifel, daß wirklich eine Bastardierung zwischen den beiden genannten Arten vorliegt. Der ganze Gametophyt und mit diesem die aus dem Archegonium hervorgehende Calyptra stimmt mit den normalen Formen der *Gr. tergestina* völlig überein. Alle aus dem Embryo hervorgegangenen Teile, der Sporogoniumfuß, die Kapsel, das Peristom, der Annulus, entfernen sich vom Typus dieser Art und nähern sich demjenigen der *Gr. orbicularis*. Daraus schließt der Verfasser wohl mit Recht, daß diese Bastardkapseln direkt aus der Befruchtung von Archegonien der *Gr. tergestina* durch Spermatozoiden von *Gr. orbicularis* hervorgegangen seien. Es liegt also nach unserer Bezeichnung eine $F_1$-Sporophytengeneration vor. Wie aus der obenstehenden Figur ersichtlich ist, nehmen die Bastard-Sporogonien wirklich nach Größe und Form der Kapsel, nach Ausbildung und Richtung des Kapselstieles ungefähr eine Mittelstellung zwischen den beiden Eltern ein, während die aus dem Archegonium hervorgehende Calyptra ausschließlich die Merkmale der mütterlichen Pflanze, also von *Gr. tergestina* zeigt.

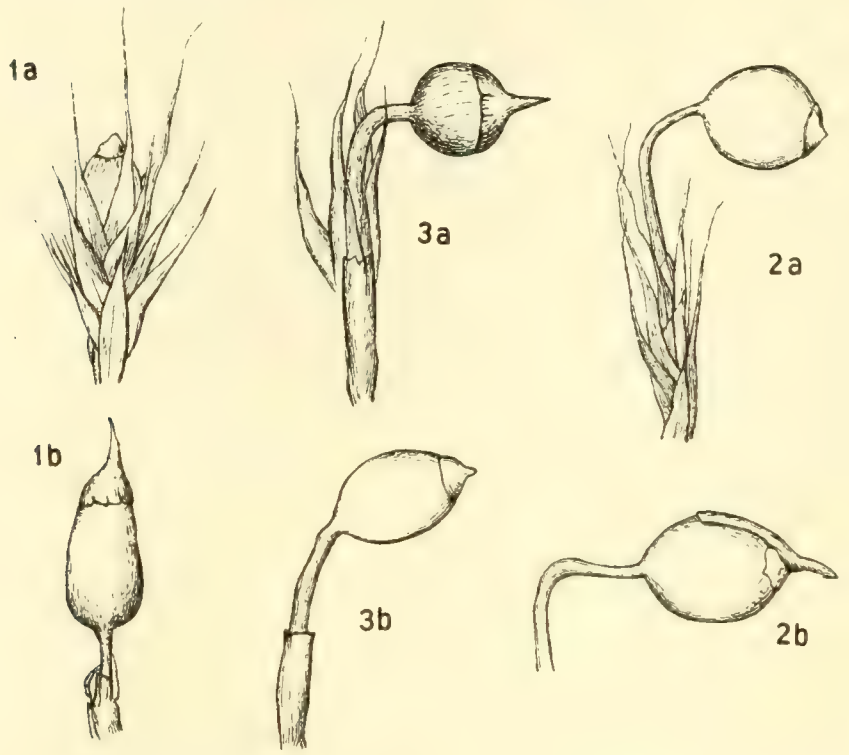



Fig. 60. Hybride Mooskapseln von *Grimmia orbicularis* × *tergestina*. *1a* und *1b* Sproßscheitel mit Perichaetialblättern und Kapsel, sowie Kapsel isoliert von *Gr. tergestina*. *2a* Sproßscheitel mit Kapsel (ohne Calyptra) und *2b* Kapsel mit Calyptra von *Gr. orbicularis*. *3a* Hybride Kapsel auf *Grimmia tergestina* (Calyptra identisch mit derjenigen von *Gr. tergestina*), *3b* Hybride Kapsel ohne Calyptra. Nach H. Philibert (1873, Taf. 18, Fig. 1, 2, 9, 10, 16 und 19).

Im Gegensatz zu den Sporogonien der beiden Elternarten bleiben die Bastardkapseln auf *Gr. tergestina* nach den Feststellungen Philiberts in der Regel steril. Das sporogene Gewebe ist rudimentär und durch große Zwischenräume von der äußeren Sporogoniumwand getrennt: die Kapseln gehen in der Regel zugrunde, bevor die inneren Gewebe ihre völlige Entwicklung erreicht haben. Trotzdem Philibert während mehrerer Jahre und an zahlreichen Standorten hunderte solcher Kapseln untersuchte, wurden nur einmal in einem besonders nassen Jahre einige Sporogonien mit beginnender Sporenbildung, niemals dagegen völlig reife Sporen aufgefunden. Ob also in der Natur Bastard-Gametophyten dieses Bastardes existieren, wird man mit dem Verfasser unentschieden lassen müssen.

Da bei den Angiospermen ebenfalls zahlreiche Artbastarde völlig steril, andere dagegen fertil sind, wird man die Ergebnisse aus diesem einzelnen Falle innerhalb der Moose nicht verallgemeinern dürfen. Ein besonderer Grund zur Annahme, daß die Sporen aller hybriden Mooskapseln verkümmert oder steril seien, ist nicht vorhanden. In Analogie zu den mannigfaltigen Verhältnissen von Fertilität und Sterilität bei Angiospermenbastarden ist vielmehr zu erwarten, daß auch unter den Moosen fertile Bastard-Sporophyten vorkommen werden. Aus den keimenden Sporen solcher Bastardfrüchte werden Gametophyten hervorgehen, von denen zu erwarten ist, daß sie ebenfalls eine Kombination der Merkmale der Gametophyten ihrer beiden Eltern zeigen werden. Solche Bastardgametophyten könnten dann, ohne selbst fertil zu sein, durch Fragmentation oder die bei Laubmoosen so außerordentlich häufige und mannigfaltige Propagation durch Brutorgane und Stecklinge sich reichlich vermehren und, da sie bei rein vegetativer Fortpflanzung konstant bleiben, neue Formen bilden. Ob solche $F_1$-Bastard-Gametophyten fertil sein werden, bei Selbstbefruchtung oder bei Rückkreuzung mit einem der beiden Eltern wiederum Sporogonien liefern, wird vor allem vom Grade der Verwandtschaft der beiden Eltern abhängen. Schon Focke vermutete, daß Bastarde von beträchtlich verschiedenen Eltern steril seien. Er knüpft daran die Frage, „sollten sich unter den zahlreichen Moosen, welche selten oder niemals Früchte bringen, nicht einige Bastarde finden?“ und schließt seine allgemeinen Betrachtungen über die Moosbastarde mit den Worten: „Es kann kaum besonders schwierig sein, künstliche Moosbastarde zu erziehen; freilich sind einige Vorversuche unerläßlich, um den Weg zu zeigen, den man bei diesen Kreuzungen zu verfolgen hat“.

Diese Vorversuche sind nun seither in weitgehendem Maße ausgeführt worden. Vor allem bilden eine Basis für jede weitere

experimentelle Arbeit mit Laubmoosen die sorgfältig ausgeführten Regenerations-, Kultur- und Befruchtungsversuche von Él. und Ém. Marchal (1907—1912). Die Anwendung der Methoden der Reinkultur hat ergeben, daß die Laubmoose sich gut auf künstlichen Substraten ziehen lassen. Für die Lebermoose liegen entsprechende Ergebnisse noch nicht in gleichem Umfange vor. Nachdem in einer Reihe älterer Arbeiten (Lit. bei Laage 1907) die Keimungsbedingungen der Sporen von zahlreichen Leber- und Laubmoosen untersucht worden waren, hat 1906 Becquerel eine kurze Mitteilung über die Entwicklung der Protonemen von *Atrichum undulatum* und von *Hypnum velutinum* in Reinkultur gemacht. Servettaz (1913) hat die Kulturversuche von Becquerel auf zahlreiche andere Moosarten ausgedehnt, die Kulturmedien variiert und vermehrt und den Entwicklungsgang seiner Versuchspflanzen von der Spore bis zur Bildung der Sexualorgane verfolgt. Nach der Feststellung des Einflusses gewisser Außenfaktoren, wie Licht, Wärme, Schwerkraft, auf die Gesamtentwicklung und diejenige einzelner Organe, hat er sich vor allem bemüht, die Bedingungen der Fruktifikation klar zu legen. Er ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß die Entwicklung der Sexualorgane von *Phascum cuspidatum* durch Zusatz von 2:1000 Pepton zur Nährlösung von Marchal[1]), durch möglichst starke Belichtung, gute Durchlüftung und reichliche Ernährung begünstigt wird. Ähnliche Kulturversuche von Ubisch (1913), deren Resultate fast gleichzeitig veröffentlicht wurden, zeigen, daß die Gewinnung normaler Sporogonien in solchen Kulturen Schwierigkeiten bereiten kann. Weder bei *Funaria hygrometrica*, noch bei der ebenfalls verwendeten *Webera nutans*, die in Reinkulturen reichlich Sexualorgane erzeugten, konnte er reife Sporogonien erhalten. Er meint aber, (l. c. S. 551), daß bei eingehendem Studium des Einflusses von Licht, Temperatur und besonders der Feuchtigkeit sich unschwer die Bedingungen finden ließen, unter denen man für einzelne Versuchsarten reife Kapseln erhalten könnte. Diese Schwierigkeiten existieren aber nur für absolute Reinkulturen und Él. und Ém. Marchal haben bei der von ihnen angewendeten Kulturmethode, die nicht absolut reine, sondern nur speziesreine Kulturen erfordert, auch die Sporophytengeneration mehrfach gut zur Ausbildung gebracht.

Es steht nunmehr der Ausführung von Versuchen über künstliche Parthenogenesis und vor allem Bastardierungsversuchen nach allen Regeln der exakten Vererbungslehre in technischer Hinsicht

[1]) Nährlösung von Él. und Ém. Marchal: dest. Wasser 1000, Amm. nitrat 1, K-sulfat 0,5, Mg-sulfat 0,5, Ca-sulfat 0,5, Amm. phosphat 0,5, Fe-sulfat 0,01. Neutralisation der Nährlösung durch allmählichen Zusatz einer 10% K-carbonatlösung.

nichts mehr im Wege. Unter Anwendung der von den beiden Marchal ausprobierten Kulturmethoden wird es möglich sein, durch Regeneration aus vegetativen Teilen von sorgfältig ausgewählten männlichen und weiblichen Individuen diözischer Arten männliche und weibliche Individualkulturen zu gewinnen. Kreuzungsversuche werden dann in der Art vorzunehmen sein, daß Kulturen weiblicher Pflanzen im fertilen Zustande mit spermatozoidenhaltigem Wasser aus männlichen Kulturen anderer diözischer oder monözischer Formen begossen werden. Man könnte auch von Anfang an Mischkulturen der zu kreuzenden Arten durch Regeneration aus somatischen Teilen einer weiblichen Pflanze der einen, einer männlichen der anderen Art zu gewinnen suchen. Anhaltspunkte dafür, in welchen Verwandtschaftskreisen vorerst nach natürlichen Moosbastarden zu suchen sein wird, gibt im besonderen das im dreizehnten Kapitel noch zu besprechende Vorkommen von sehr selten fruktifizierenden und von völlig sterilen Formen.

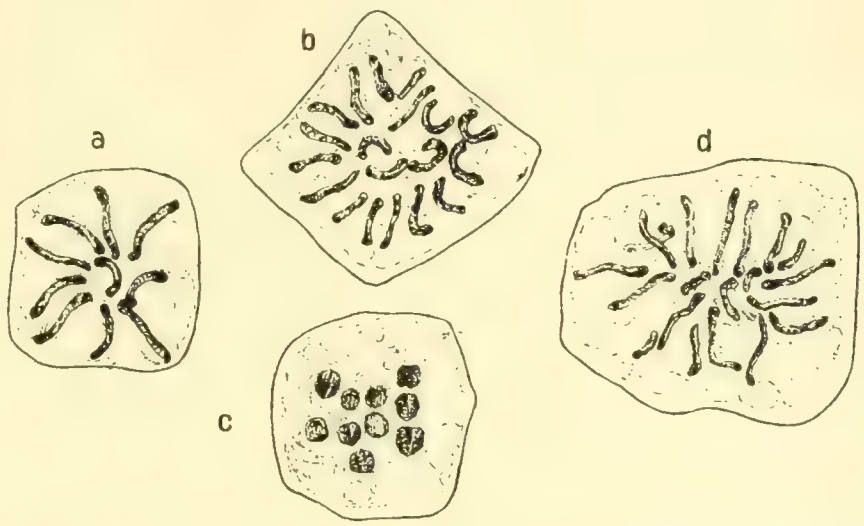



Fig. 61. Metaphasen von Kernteilungen bei *Bryum capillare* und *Br. capillare bivalens* in Polansicht. *a* Kernteilung aus dem Antheridialgewebe von *Br. capillare*, 10 Chromosomen, *b* somatische Teilung im Archespor mit 20 Chromosomen, *c* Äquatorialplatte einer heterotypischen Teilung mit 10 Gemini. *d* Metaphase mit 20 Chromosomen aus dem Antheridialgewebe von *Br. capillare bivalens* (Korrespondierendes Stadium zu Fig. *a*). Nach Él. und Ém. Marchal (1911, Taf. 1, Fig. 4—7).

Für das eingehende Studium steriler Moose, wie auch natürlicher oder künstlich hergestellter Moosbastarde ist vor allem der Umstand günstig, daß nach den bisherigen Resultaten cytologischer Untersuchungen die Kernverhältnisse der Laubmoose, im Gegensatze zu denjenigen der Farne, recht günstig sind. Die nicht sehr zahlreichen Chromosomen sind kurz und zeichnen sich durch deutliche Formen aus, so daß Zählungen leicht vorgenommen werden können. Die bis 1915 vorliegenden Angaben über Chromosomenzahlen bei Laubmoosen sind bei Tischler (1915, S. 182/183) zusammengestellt. Aus seiner Liste geht hervor, daß einzelne *Mniaceae*

wie *Mnium hornum* die Haploidzahl 6 aufweisen. Bei *Polytrichaceae* (verschiedene *Polytrichum-*, *Pogonatum-* und *Catharinaea*-Arten) sind 6 und 8, bei *Bryaceae (Bryum capillare)* 10 und bei den untersuchten *Hypnaceae (Amblystegiumarten)* die Haploidzahlen 12 und 24 gefunden worden. Die ältesten dieser Angaben gehen auf das Jahr 1904 zurück.

Die Chromosomenzahlen von sieben Arten[1]) der eben genannten Familien verdanken wir den Arbeiten von Él. und Ém. Marchal. Ihrer gemeinschaftlichen Publikation von 1911 seien auch die Belege dafür entnommen, daß Ausbildung und Zahl der Chromosomen deren Bestimmung verhältnismäßig leicht machen. In Figur 61 sind Teilungsfiguren (Monasterstadien) aus verschiedenartigen Zellen des Gametophyten und Sporophyten von *Bryum capillare* und *Br. capillare var. bivalens* dargestellt. Die Feststellung der Chromosomenzahl dieser Gattung ist noch von ganz besonderem Interesse, weil nach Correns (1899, S. 435—437) unter den Brutkörper bildenden diözischen Arten dieser Gattung nicht weniger als zwei völlig sterile Formen vorkommen. Der Vergleich der Chromosomenzahlen dieser sterilen Formen mit denjenigen normalgeschlechtlicher Arten derselben Gattung würde also vielleicht einen ersten Anhaltspunkt über die Möglichkeit des hybriden Ursprunges dieser Formen und der experimentellen Erzeugung ähnlicher Formen durch Bastardierung geben. Wie für die Entstehung des diploiden Gametophyten von *Chara crinita* und der ovoapogamen Angiospermen wird die Möglichkeit zu prüfen sein, ob der Gametophyt der sterilen *Bryum*-Formen diploid ist und ob er aus der Keimung von Sporen hervorgegangen sein kann, die ohne Reduktionsteilung aus den Mutterzellen einer hybriden $F_1$-Sporophytgeneration entstanden sind.

Trotzdem ovogene Apogamie bis jetzt unter den Laubmoosen noch nicht festgestellt ist, Bastarde erst in kleiner Anzahl und nur in der $F_1$-Sporophytgeneration beschrieben worden sind, dürfte aus den vorstehenden Angaben doch hervorgehen, daß ex-

[1]) *Mnium hornum* haploid 6, diploid 12 Chromosomen. Él. und Ém. Marchal 1911.
*Bryum capillare* „ 10, „ 20 „ „ „ „ „ 1911.
*Bryum caespiticium* „ 10, „ 20 „ „ „ „ „ 1911.
*Brachythecium velutinum* „ 10, „ 20 „ „ „ „ „ 1911
*Amblystegium serpens* „ 12, „ 24 „ „ „ „ „ 1911,
Em. Marchal 1912.
*Amblystegium irriguum* „ 12, „ 24 „ „ „ „ „ 1911,
Ém. Marchal 1912.
*Amblystegium riparium* „ 24, „ 48 „ „ „ „ „ 1911.
Ém. Marchal 1912.

perimentelle Versuche mit Laubmoosen auch nach den glänzenden Ergebnissen der Marchalschen Arbeiten nach verschiedenen Richtungen weitere wichtige und interessante Resultate zeitigen können. In methodischer Hinsicht bieten solche Versuche mit Moosen wahrscheinlich bedeutend geringere Schwierigkeiten als diejenigen mit *Zygnemaceae* und *Fucaceae*; die cytologische Untersuchung des Ausgangsmateriales und der experimentell erzeugten Nachkommen ist bedeutend einfacher. Untersuchungen über künstliche Parthenogenesis und künstliche Bastardierung innerhalb dieser Verwandtschaftskreise sind ganz besonders erwünscht und sicher aussichtsreich. Ob sich dabei auch ovo-apogame Formen erzeugen lassen werden, ob solche in der Natur vorkommen, oder ob alle Moosbastarde auf die Wiederholung des Generationswechsels verzichten und sich im Gametophyten ausschließlich durch vegetative Fortpflanzung erhalten, sind Fragen, auf welche die Antwort erst nach jahrelangen weiteren Arbeiten zu geben sein wird. Auch hier aber bedeutet die Stellung der Fragen den Anfang zu weiterer Erkenntnis.

## C. Homospore und heterospore Pteridophyten.

Im Gegensatz zu den Moosen liegen für die Pteridophyten so viele Angaben über Apogamie und andere Abweichungen von der normalen Fortpflanzung, über Bastardierung und mit diesen beiden Gruppen von Erscheinungen in Verbindung stehende cytologische Untersuchungen vor, daß eine Zusammenfassung und Besprechung dieser Literatur allein schon einen stattlichen Band füllen würde. Ich muß mich also auf die Anführung und Besprechung derjenigen Untersuchungen beschränken, welche ganz besonders für die Berechtigung meiner neuen Fragestellung über die Ursachen der Apogamie innerhalb dieser Pflanzengruppe sprechen. Eine weitere Orientierung in diesem umfangreichsten und schwierigsten Gebiet der Apogamie im Pflanzenreich ist an Hand der Literaturangaben in den zitierten Arbeiten, zu denen die meisten neueren Untersuchungen auf diesem Gebiet gehören, sowie nach den Literaturverzeichnissen der schon mehrfach genannten zusammenfassenden Arbeiten von Winkler (1908) und Tischler (1915) leicht möglich.

Ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflanzen ist schon 1874 im Institut de Bary's von Farlow (1874 a und b) an Prothallium-Kulturen von *Pteris cretica* beobachtet worden. De Bary fand bei zwei weiteren Polypodiaceen, *Aspidium Filix mas cristatum* und *Aspidium falcatum Sw.* denselben Ersatz der sexuellen Erzeugung eines Sporophyten durch einen vegetativen Bildungs-

prozeß und hat ihn als Zeugungsverlust oder Apogamie bezeichnet. Seither hat sich die Anzahl der in der Natur und in Kulturen beobachteten Fälle der Apogamie bei Pteridophyten außerordentlich vermehrt. Schon 1908 waren, wie Yamanouchi (1908 c, S. 303) anführt, nicht weniger als 50 apogame Pteridophyten, insbesondere aus den Familien der *Polypodiaceae, Hymeno-*

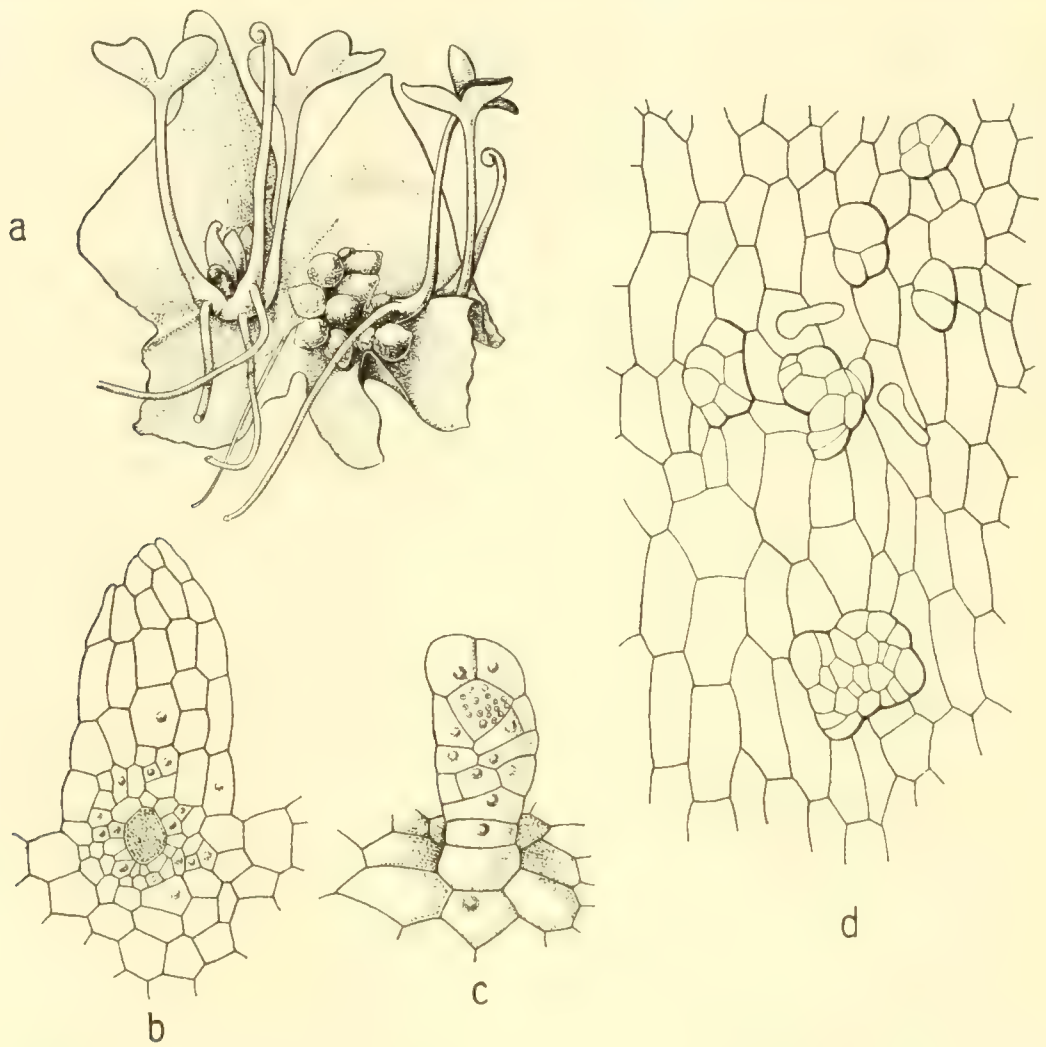



Fig. 62. Apogamie von *Cystopteris fragilis f. polyapogama. a* Prothallium mit 2 Höckergruppen, die beide schon Primärblätter junger Sporophyten entwickelt haben, *b* umgebildetes Archegonium mit zahlreichen Teilungen in der Umgebung der desorganisierten Eizelle, *c* umgebildetes Antheridium mit Teilungen in der Basalzelle, *d* unregelmäßige Teilungen im Prothallium als Einleitung der Höckerbildung. Nach Heilbronn (1910, S. 2—5, Fig. 2, 9, 11 u. 12).

*phyllaceae* und *Osmundaceae* nachgewiesen. Bei ihrem eingehenderen Studium hat sich auch eine überraschende Mannigfaltigkeit in der Art des Zustandekommens und im Verlauf dieser eigenartigen Fortpflanzungserscheinungen, sowie ihrer Stellung im gesamten Fortpflanzungszyklus der betreffenden Formen gezeigt. Neben Fällen induzierten Geschlechtsverlustes von Prothallien normalgeschlechtlicher und normal sporenbildender Formen findet

sich obligate Apogamie mit erblichem Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung vor. Künstliche Apogamie an Vertretern von nicht weniger als acht Arten, welche sich unter normalen Verhältnissen geschlechtlich fortpflanzen, hat Lang (1898) unter Bedingungen hervorgerufen, die eine Befruchtung ausschließen. Natürliche fakultative Apogamie scheint vorzuliegen in Fällen wie dem von Heilbronn (1910) untersuchten *Cystopteris fragilis Bernhardii f. polyapogama.* Habituelle Apogamie ist schon unter den erst bekannten Beispielen, nach den Feststellungen von De Bary gerade bei *Pteris cretica* und *Aspidium Filix mas cristatum* vorhanden, die nach seinen Versuchen niemals Prothallien mit regulärer Fortpflanzung, sondern ausschließlich apogame Sprossung ergaben. Bei der großen Mehrzahl der bis jetzt untersuchten Farne sind es nicht die Eizellen der Archegonien, von denen die apogame Entwicklung ausgeht, sondern in der Regel vegetative Prothalliumzellen. An kultivierten Prothallien von *Cystopteris fragilis Bernhardii f. polyapogama* z. B. hat Heilbronn festgestellt, daß die Keimanlagen auf der Unterseite der Prothallien zunächst in Form zahlreicher, dichtgedrängter, rundlicher Höcker auftreten (vgl. Fig. 62 a). Für deren Entstehung werden verschiedene Möglichkeiten angegeben: das Auftreten unregelmäßiger Zellwucherungen an beliebigen Stellen des Prothalliums, zumeist an dem verbreiterten Mittelpolster desselben, Umbildung von Antheridium- oder Archegoniumanlagen auf früheren Stadien ihrer Entwicklung (Fig. 62 b und c). Ganz ähnliche Verhältnisse sind auch für andere apogame Farne, u. a. von Heim (1896) für *Doodya caudata* beschrieben worden.

In cytologischer Hinsicht sind leider erst wenige Fälle der Apogamie bei Pteridophyten eingehend untersucht. Es geht aus denselben hervor, daß induzierte und fakultative Apogamie nach dem Verhalten der Kerne haploid, Apogamie mit erblichem Geschlechtsverlust dagegen wohl stets diploid sein wird. Dabei hat sich ferner gezeigt, daß in der Regel weder im einen noch im anderen Falle Weiterentwicklung der befruchteten Eizelle erfolgt. Besonders auffallend ist, daß diploide Parthenogenesis und ovogene Apogamie als alleinige Abweichungen vom typischen Generationswechsel normalgeschlechtlicher homosporer *Filices* nicht vorzukommen scheinen. In Analogie zu den zahlreichen Fällen ovogener Apogamie bei Angiospermen war unter Berücksichtigung der Eigenart des Generationswechsels der Farne und der Selbständigkeit ihrer beiden Generationen etwa folgender Verlauf diploider Parthenogenesis oder ovogener Apogamie zu erwarten: An den Blättern des Sporophyten erfolgt eine äußerlich normale Entwicklung der Sporangien, die Chromosomenreduktion unterbleibt bei der

Teilung der Sporenmutterzellen und es bilden sich diploide, keimfähige Sporen. Aus der Entwicklung solcher Sporen wäre die Bildung diploidkerniger Prothallien und bei ihrer Archegoniumbildung diejenige diploidkerniger Eizellen zu erwarten, welche ihrerseits wieder ohne Befruchtung zur Keimbildung übergehen. Da nun unter den heterosporen Pteridophyten Beispiele ovogener Apogamie ohne Ausschaltung der Sporenbildung vorkommen, ist nicht ausgeschlossen, daß bei Ausdehnung der Untersuchungen Ähnliches auch bei den homosporen Filices noch gefunden wird.

## 1. Apogamie und Aposporie bei homosporen Filices.

Bei homosporen Farnen ist in der Mehrzahl der bis jetzt bekannt gewordenen Fälle die habituelle Apogamie mit Aposporie d. h. völligem Ausfall der Sporenbildung verknüpft. Nach dem verschiedenen Grade ihrer Abweichung vom normalen Verlauf des Generationswechsels und seiner Fortpflanzungsvorgänge sind dabei zwei Hauptfälle festgestellt worden. Ich beschränke mich auf die Anführung der allerdings noch kleinen Anzahl derjenigen Beispiele, die auch cytologisch untersucht worden sind.

Bei den einen der apogam-aposporen Formen erscheint die Sporangiumentwicklung gestört und einzelne Zellen der Sporangiumanlagen wachsen meistens schon auf frühen Entwicklungsstadien zu Prothallien aus. Diese Form der Aposporie ist zuerst bei *Athyrium Filix femina var. clarissima* Jones durch Druery (1886a und b) und Bower (1886) beschrieben worden[1]). Nach der späteren, eingehenden Darstellung des Verlaufes der Prothalliumbildung durch Farmer und Digby (1907, S. 163) beginnen die Sporangien kurz nach der Bildung des Archespors oder spätestens nach der ersten Teilung desselben Zeichen des Abortus zu zeigen. Aus einer peripheren Zelle ihres Körpers, nicht selten auch des Stiels, geht die Anlage des Prothalliums hervor. Durch Untersuchung der Kernteilungen in der sich zunächst papillenartig vorwölbenden Sporangiumzelle und den ersten durch ihre Teilung entstehenden Prothalliumzellen haben Farmer und Digby die Chromosomenzahl bestimmt und festgestellt, daß dieser direkte Übergang vom Sporophyten in den Gametophyten von keiner Reduktion oder Veränderung der Chromosomenzahl begleitet ist. Zu demselben Resultat führte auch die Vergleichung der Chromosomenzahl in Zellen des Sporophytengewebes und junger Zellen älterer Prothallien.

[1]) Zahlreiche weitere Beispiele von Aposporie und Apogamie bei Farnen, sowie die ältere Literatur finden sich bei Goebel (1905), Farmer und Digby (1907), Yamanouchi (1908c) usw. aufgeführt.

Bei einer zweiten Art der Prothalliumbildung apogam-aposporer Farne ist die Entstehung der neuen Gametophyten noch eine Stufe weiter in den Sporophyten zurückverlegt worden. Sie entstehen an Stelle der Sporangien in den Sori oder gehen sogar direkt aus den vegetativen Geweben der Blattspitzen oder der Blattränder hervor. Bei *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton* und *Polystichum angulare var. pulcherrimum* entstehen nach den Feststellungen von Druery und von Bower, bei *Athyrium Filix femina var. uncoglomeratum Standfield* nach Farmer und Digby die Prothallien nicht nur an Stelle steriler Sporangien aus den Sori, sondern nehmen gelegentlich auch direkt aus den Spitzen der Fiederblättchen ihren Ursprung. Bei dem von L. Digby (1905) untersuchten *Nephrodium pseudomas Rich. var. cristata apospora Druery* entstehen die Prothallien aus den Randzellen von Blattfiedern. Auch bei *Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae* sprossen nach Farmer und Digby die Prothallien in großer Anzahl aus dem Rand der Blattspreite hervor. In all diesen Fällen weisen in den jungen Prothallien die Teilungsstadien der Kerne die Chromosomenzahl des Sporophyten auf. Trotzdem ist, wenigstens zunächst, die vegetative Ausgestaltung der Mehrzahl der Prothallien eine normale.

Fig. 63. Apospore Prothalliumbildung bei *Polystichum angulare var. pulcherrimum.* Fiederblättchen, das dicht am Scheitel ein Prothallium mit Archegonien (arch.) gebildet hat. Nach Bower (1913, S. 200, Fig. 7).

Fig. 64. Apogamie und Aposporie von *Nephrodium pseudomas, var. cristata Cropper.* Apogamer Übergang vom Prothallium zum Sporophyt, und darauf nachfolgend die apospore Entstehung eines neuen Prothalliums am Scheitel und Rande des Blattes. Nach Lang, aus Bower (1913, S. 201, Fig. 9).

Alle apospor erzeugten Prothallien zeigen auch apogame Keimbildung und weichen dabei, gleich wie die Entstehung der Prothallien, in den einzelnen Fällen ebenfalls ver-

schieden stark vom gewöhnlichen Verhalten ab. Als geringe Abweichung kommt ovogene Apogamie (Keimbildung aus Eizellen), als stärkere Abweichung Keimbildung aus vegetativen Prothalliumzellen in Betracht. Das erstere ist z. B. der Fall bei der von Farmer und Digby (1907) eingehend beschriebenen Fortpflanzung von *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton*, *Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae*. Bei *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton* sind die apogam entstandenen Prothallien außerordentlich fertil. Sie erzeugen an ihren seitlichen Flügeln zahlreiche Antheridien, in welchen Spermatozoiden gebildet werden, die von denjenigen der typischen normalgeschlechtlichen Art nicht sichtbar abweichen und wie bei dieser lebhaft beweglich sind. Auch die am mittleren Gewebepolster des Prothalliums entstehenden Archegonien haben völlig normales Aussehen. Wenn ihre Hälse sich öffnen, werden die Spermatozoiden chemotaktisch angezogen und dringen nicht selten bis in den Archegoniumbauch hinunter vor. Die Befruchtung bleibt aber aus, der Embryo geht aus der unbefruchteten Eizelle hervor. Da ebensowenig wie bei der Entstehung der Prothallien im Entwicklungsgang der Antheridien und Archegonien eine Reduktionsteilung erfolgt, findet also die Bildung der reichlich auftretenden Embryonen mit der dem Sporophyten zukommenden Chromosomenzahl statt.

Auch die apospor entstehenden Prothallien von *Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae* erzeugen reichlich Antheridien und Archegonien, und zwar sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite. Die Embryonen gehen ebenfalls aus den Eizellen hervor. Für diese Form ist ferner festgestellt worden, daß an der Oberfläche der Eizelle vielfach schon vor dem Öffnen des Archegoniumhalses eine Membran ausgebildet und dadurch die Befruchtung von vornherein völlig ausgeschaltet wird.

Keimbildung aus vegetativen Zellen apospor entstandener Prothallien ist nicht, wie man erwarten könnte, von einer starken Degeneration der Sexualorgane oder einem völligen Verlust derselben begleitet.

*Athyrium Filix femina var. clarissima Jones*, deren Aposporie schon von Druery und Bower festgestellt worden war, zeigt nach Farmer und Digby (1907) eine von der typischen Art zunächst nur durch die Größe der Zellen und Kerne abweichende Prothalliumentwicklung. Die Antheridien werden wie bei der ovoapogamen *var. clarissima Bolton* in großer Zahl angelegt und bilden lebenskräftige, energisch bewegliche und auch chemotaktisch empfindliche Spermatozoiden. Die Archegonien dagegen sterben nach scheinbar normaler Entwicklung frühzeitig ab. Der Kern der Eizelle zerfällt und die ganze zentrale Zellreihe nimmt die gelb-

braune Färbung an, die von den unbefruchtet bleibenden Archegonien der geschlechtlichen Filices her bekannt ist. Die Embryobildung geht bei dieser Form vom Prothalliumgewebe des Polsters unter Beteiligung von Oberflächenzellen aus.

Bei *Nephrodium pseudo-mas Rich. var. cristata* dagegen sind zwar an den apospor entstehenden Prothallien die Antheridien nicht selten. Dagegen unterbleibt die Ausbildung des Gewebe-

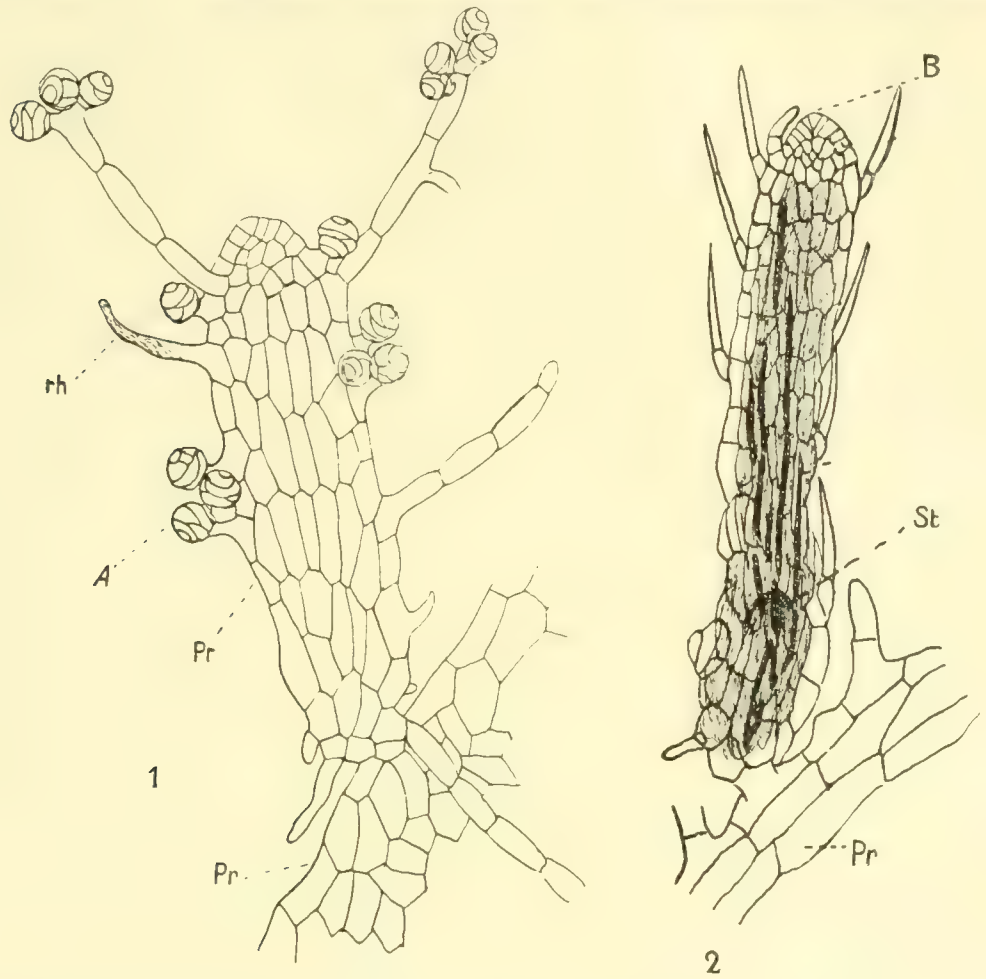



Fig. 65. Apogamie bei *Trichomanes Kraussii*. *1.* Prothallium (Pr) mit Antheridien *A* und Rhizoiden (*rh*). *2.* Apogame Entstehung eines Sporophyten in der unteren, bei anderen *Trichomanes*-Arten archegonienproduzierenden Prothalliumpartie. *Pr* Prothallium, *St* Stammhöcker des Sporophyten, *B* erstes Blatt des Sporophyten. Aus Woronin (1908, S. 106, Fig. 6 und S. 113, Fig. 16).

polsters, das bei den geschlechtlichen und auch zum Teil bei den apogamen Formen die Archegonien trägt, vollständig. An seiner Stelle wird meistens sofort eine Keimanlage gebildet, die aus einem rein vegetativen Auswuchs des Prothalliums hervorgeht, allmählich ihre Differenzierung in die verschiedenen Organanlagen vollzieht und schließlich zu einem normal gestalteten Sporophyten heranwächst.

Auch an den Prothallien des apogamen *Trichomanes Kraussii* fehlen die Archegonien vollständig, während noch zahlreiche sich

allerdings anormal entwickelnde Antheridiumanlagen vorhanden sind. Nach Woronin (1908, S. 108) findet die Entwicklung der jungen apogamen Pflanzen vorzugsweise in der unteren Region der Flächenprothallien, am häufigsten seitlich auf einem Zellfaden, oft auf dem Rande der Prothalliumfläche statt. Das erste Sproßglied entsteht dann nicht unmittelbar auf dem Zellfaden oder der Zellfläche selbst, sondern es bildet sich zuerst ein mehrschichtiger Körper mit großen undifferenzierten Zellen und einer keulenförmigen Zelle am oberen Ende.

### a. Kernverhältnisse und Chromosomenzahlen bei apospor-apogamen Farnen.

Bei all dieser Mannigfaltigkeit im Zustandekommen und Verlauf der angeführten Fälle von Aposporie mit nachfolgender Apogamie scheint übereinstimmend der Wechsel der Generationen nicht von einem Wechsel der Chromosomenzahl begleitet zu sein. Sporophyt und Gametophyt weisen in ihren Kernen die gleichen Chromosomenzahlen auf. Ob diese Zahl allerdings die ursprüngliche des Gametophyten oder diejenige des Sporophyten ist, ob sie als haploid oder diploid zu gelten hat, ist nicht in allen Fällen entschieden und vielleicht auch nicht mehr zu entscheiden möglich. Zwei Umstände stellen diesen Feststellungen sehr große Hindernisse entgegen: die relativ große Chromosomenzahl dieser Farne überhaupt und die geringe Konstanz der Chromosomenzahl selbst in kleineren Verwandtschaftskreisen derselben. Dadurch wird leider der Wert einer Vergleichung der Chromosomenzahl aposporer Formen mit derjenigen der Gametophyten und Sporophyten nächstverwandter, sexuell gebliebener Arten sehr gering. Aus diesen Gründen sei nur kurz auf eine Anzahl der bis jetzt vorliegenden Angaben hingewiesen.

Die Kernverhältnisse der apogamen Formen von *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton, var. clarissima Jones* und *var. uncoglomeratum Standfield* sind eingehend von Farmer und Digby (1907) untersucht worden (vgl. Fig. 66). Sie geben für dieselben in der Reihenfolge der obigen Aufzählung 84, 90 und 100 Chromosomen an, während sie bei dem normal geschlechtlichen *Athyrium Filix femina* ca. 38—40 im Gametophyten, die doppelte Anzahl im Sporophyten vorfanden. Auch *Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae* hat keinen mit dem Wechsel der Generationen verbundenen regelmäßigen Wechsel von haploiden und diploiden Chromosomenzahlen. Während das typische *Scolopendrium vulgare* haploid 32, diploid 64 Chromosomen zählt, geben Farmer und Digby an, bei der *var. crispum Drummondae* größere Fluktuationen der Chromosomenzahlen in den verschiedenen Organen dieser Pflanze beobachtet zu haben.

So haben sie z. B. in Teilungen der Gewebe junger Embryonen Chromosomenzahlen zwischen 95 und 100, in zwei Fällen allerdings auch nur 80 gefunden. In den Prothalliumzellen wurden ungefähr 70, in den Kernen von Archegonien 80—83 und in jungen Antheridien 70—82 Chromosomen gezählt. Gestützt auf diese Zahlenverhältnisse sind die beiden Autoren der Ansicht, daß sich

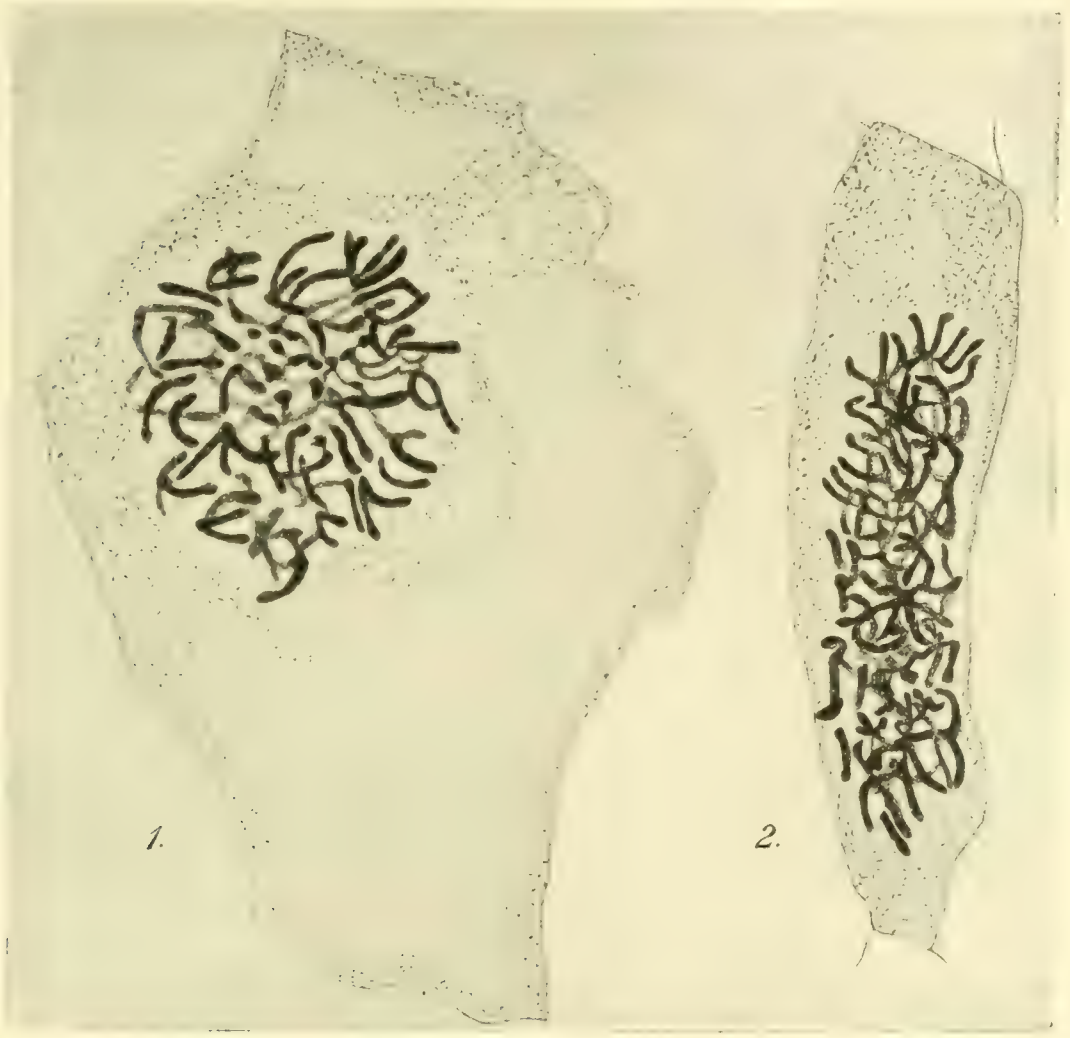



Fig. 66. Kernteilungen in Zellen des Gametophyten und Sporophyten von *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton*. *1* Kernteilung in einer Prothalliumzelle, *2* Kernteilung in einer Embryozelle. Nach Farmer und Digby (1907, Taf. 17, Fig. 26, 27). Vergr. 1500/1.

bei dieser Form zwar keine reguläre Reduktion der Chromosomenzahl vollziehe, immerhin aber im Sporophyten eine leicht erhöhte Chromosomenzahl im Verhältnis zum Gametophyten vorhanden sei. Auf Grund des Vergleiches mit normalgeschlechtlichen verwandten Pflanzen halten aber Farmer und Digby doch dafür, daß die genannten *Athyrium*-Arten nur im diploiden Zustande existieren, im Wechsel

der Generationen also ihre Sporophyten stets wieder aus diploiden Eizellen oder aus ebenfalls diploiden vegetativen Prothalliumzellen hervorgehen müssen. Über die allgemeine Gültigkeit dieses Ergebnisses machen sie dagegen noch Vorbehalte, indem sie (l. c. S. 164) schreiben: „It would be unsafe to predict that no case of chromosome reduction will ever be found to be associated with apospory, but at any rate it may be at once stated here that, so far as our present knowledge goes, apospory is always found to imply the absence of the meiotic phase from the life-cycle of the organism. And the natural corollary of this conclusion is that the embryos, when they occur on the ‚gametophytes' of such plants, always arise apogamously, that is, they are formed without fertilization from cells or tissues that already possess the full complement of ‚sporophytic' chromosomes which have persisted unchanged through that period of the life-history which is commonly termed the gametophyte."

Der hier wiedergegebenen Ansicht haben sich später auch die Mehrzahl der Forscher angeschlossen, welche selber weitere Fälle von Aposporie bei Farnen cytologisch untersucht haben oder in anderem Zusammenhange auf diese Verhältnisse zu sprechen gekommen sind.

Für das apospore und apogame *Trichomanes Kaulfussii var. aposporum* hat z. B. Georgevitch festgestellt (1910, S. 169), daß die Chromosomenzahl in den Zellen des Sporophyten beim Übergang zum Gametophyten nicht reduziert wird, sondern in den Zellen des Prothalliums und des Sporophyten ca. 80 beträgt. Er läßt es aber unentschieden, ob diese Zahl die ursprüngliche Haploid- oder Diploidzahl dieser Art darstellt. Nach Goebel (1913, S. 419) ist das in der Art der Fortpflanzung sich ähnlich verhaltende *Trichomanes Kraussii* „zugleich apospor und apogam und zwar, wie kaum zu bezweifeln ist, diploid". Ebenso nimmt Tischler in seiner Besprechung der Chromosomenzahlen die Haploidzahl dieser Farne als 40 an, so daß auch hier mit der Aposporie somatische Apogamie verknüpft wäre.

### b. Die Chromosomenzahlen obligat apogamer Farne ohne Aposporie.

In ihren Arbeiten von 1903 und 1907 lassen Farmer und Digby der Beschreibung der mit Aposporie verknüpften Apogamie von *Athyrium*-Arten noch ebenso eingehende Mitteilungen über zwei weitere Arten der Apogamie bei Farnen folgen, von denen wenigstens die eine nicht mit Aposporie verbunden ist. Nach ihren Untersuchungen gehen bei einigen Formen von *Lastrea pseudo-mas*

(= *Dryopteris Filix mas, var. pseudo-mas* = *Nephrodium*[1]), nämlich bei *L. pseudo-mas var. polydactyla Wills* und *L. pseudo-mas var. polydactyla Dadds* die Prothallien aus Sporen hervor, die als normale Produkte einer Tetraden- und Reduktionsteilung von Sporenmutterzellen entstanden sind. Die Prothallien der *var. polydactyla Dadds* zeigen reichliche, diejenigen der *var. polydactyla Wills* spärliche Antheridienbildung. Bei der ersteren ist die Archegoniumbildung spärlich, die

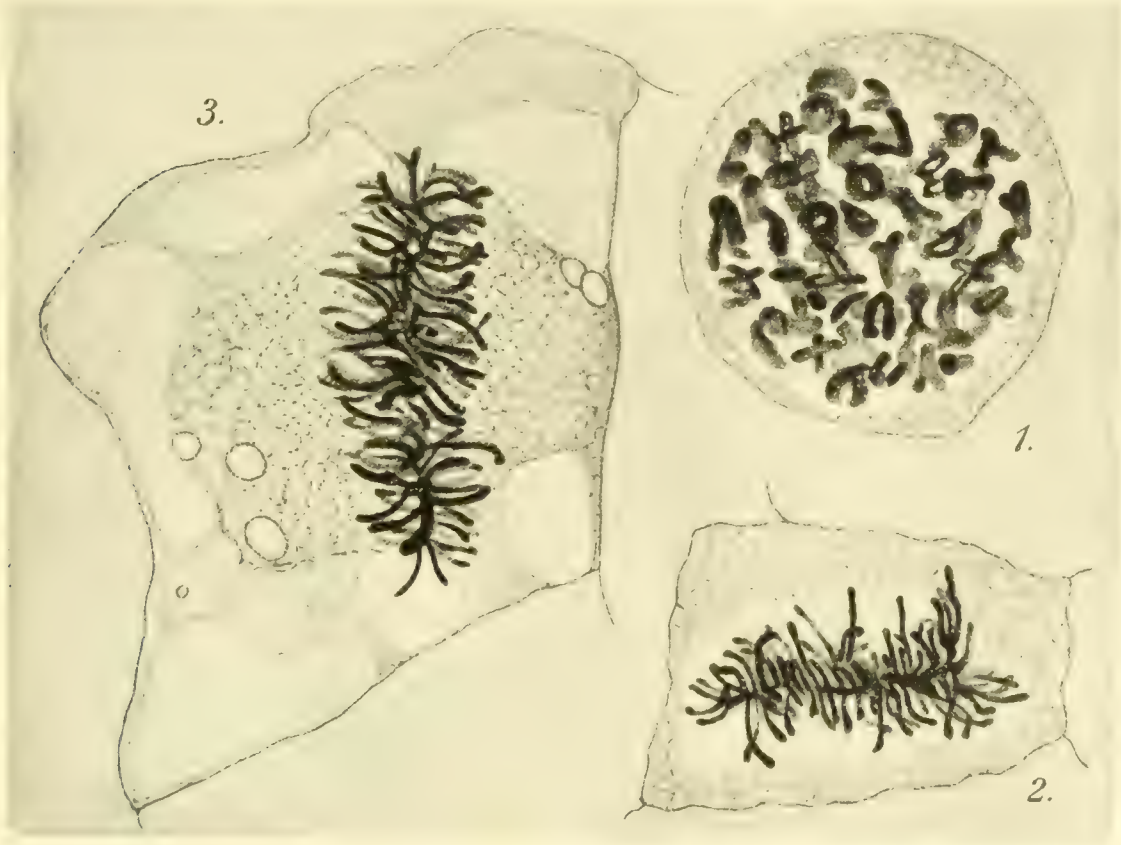



Fig. 67. Kernteilungen in Zellen des Gametophyten und Sporophyten von *Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Wills*. *1.* Vorbereitungen zur heterotypischen Teilung in einer Sporenmutterzelle, *2.* Teilung des Kerns in einer vegetativen Prothalliumzelle, Stadium der Äquatorialplatte, mit erhöhter (diploider) Chromosomenzahl, *3.* dasselbe Stadium der Kernteilung in einer Embryozelle. Nach Farmer und Digby (1907, Taf. 18, Fig. 39, 43, 44). Vergr. 1500/1.

[1]) Um Irrtümern und Verwechslungen vorzubeugen, sei erwähnt, daß ich in diesen Ausführungen die von den zitierten Autoren gebrauchten Pflanzennamen auch dann beibehalte, wenn sie nach dem gegenwärtigen Stande der Nomenklaturfragen durch andere ersetzt werden müßten. Es würde zu weit von unserem Thema abführen, gerade bei den Farnen mit ihren zahlreichen Formen, für welche in der Regel ja nicht einmal ganz sicher ist, ob sie bloße Wachstums- und Standortsformen, sichere Varietäten oder Bastarde darstellen, die Nomenklatur bereinigen zu wollen. Die stete Aufführung der Synonymen würde auch den Gang unserer Darstellung zu sehr belasten. Wer sich für die eine oder andere der angeführten Pflanzen näher interessiert, wird sich selbst in der Literatur darüber zu orientieren vermögen, welche Spezies und Formen gemeint sind und die Synonyme selber festzustellen in der Lage sein.

Archegonien sind aber normal beschaffen. Eine Befruchtung findet nicht statt, trotzdem auch die Spermatozoiden ausreifen und aktiv beweglich sind. Bei *L. pseudo-mas var. polydactyla Wills* fehlen die Archegonien vollständig. Für beide Formen wird nun weiter Keimbildung aus vegetativen Prothalliumzellen angegeben, wobei bei *var. polydactyla Dadds* die Embryonen stets in der Nähe eines oder mehrerer Archegonien auftreten, vielleicht

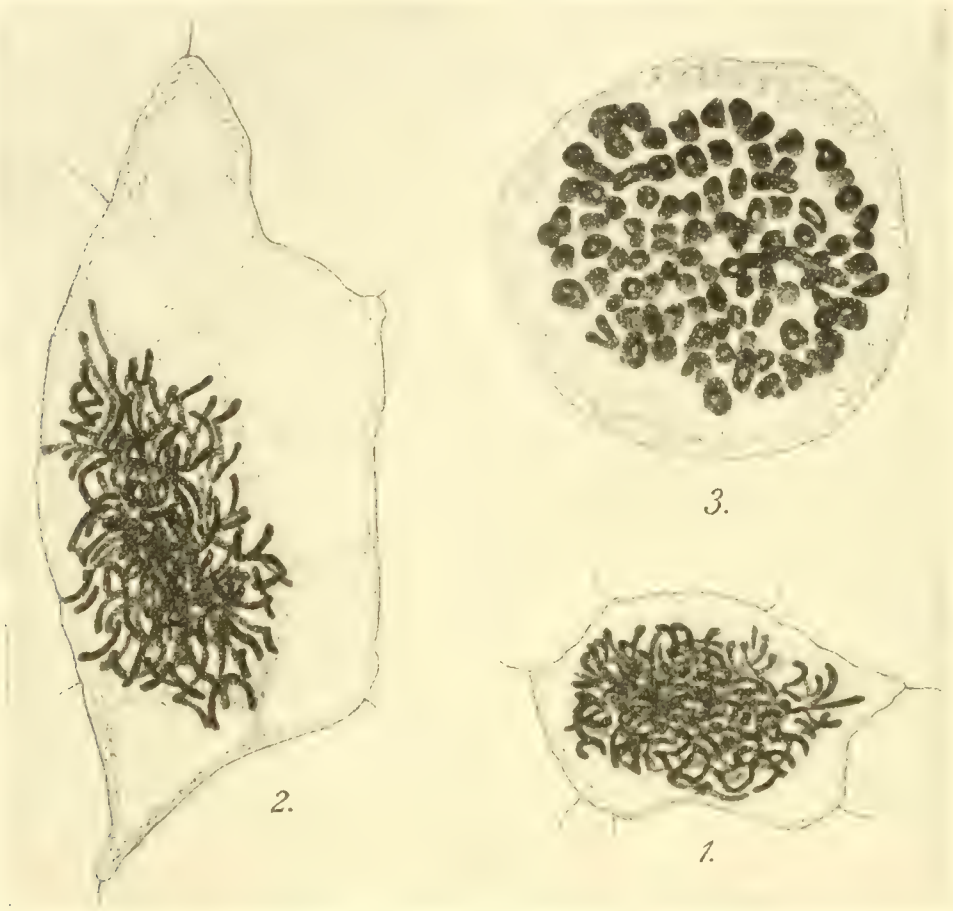



Fig. 68. Kernteilungen in Zellen des Sporophyten von *Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Dadds*. *1.* Prophasen der Teilung in einer Embryozelle, *2.* Prophasen der Teilung in einer Zelle des jungen Archespors, *3.* Heterotypische Teilung in einer Sporenmutterzelle. Nach Farmer und Digby (1907, Taf. 19, Fig. 57, 58, 60). Vergr. 1500/1.

auch aus einer Oberflächenzelle des Archegoniums selbst ihren Ursprung nehmen. Für *L. pseudo-mas var. polydactyla Dadds* haben Farmer und Digby Erblichkeit der Apogamie und Konstanz der Form durch mehrere Generationen hindurch verfolgt.

In der Ausbildung der Prothallien, in der mehr oder weniger weitgehenden Reduktion und dem vollständigen Funktionsverlust der Geschlechtsorgane stimmen diese Formen durchaus mit den aposporen und apogamen Formen von *Athyrium* überein. Wichtige

Unterschiede aber haben die Verfasser durch die Untersuchung der cytologischen Verhältnisse, speziell der Chromosomenzahlen festgestellt. Bei der typischen *Lastrea pseudo-mas* haben sie in den Sporenmutterzellen 72 Chromosomen gezählt, bei *L. pseudo-mas var. polydactyla Wills* (vgl. Fig. 67) fanden sie während der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen nur 64—66 Chromosomen. Die gleiche Zahl wurde auch in einem Teil der vegetativen Prothalliumzellen festgestellt, während in anderen Prothalliumzellen allerdings eine viel höhere, nicht genau bestimmbare, aber sicher über 100 liegende Chromosomenzahl vorhanden sein soll. Bei *Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Dadds* (vgl. Fig. 68) wurde bei den Reduktionsteilungen die Zahl von 96 Chromosomen festgestellt. Diese fand sich auch in einem Teil der vegetativen Prothalliumzellen vor, während wiederum andere dieser Zellen eine bedeutend höhere Zahl aufzuweisen schienen. Im Vergleich zum Typus der *Lastrea pseudo-mas* wird also die Chromosomenzahl der *var. Wills* als vermindert, diejenige der *var. Dadds* dagegen als beträchtlich erhöht angegeben.

Die Entstehung von Prothalliumzellen mit verdoppelter Chromosomenzahl ist nach den genannten Autoren bei den beiden Varietäten auf das Vorkommen von Kernwanderungen und Kernverschmelzungen in haploidkernigen Prothalliumzellen zurückzuführen. Sie sollen bei *var. polydactyla Wills* sowohl in den dünneren seitlichen Partien als auch in den Zellen des Gewebepolsters, besonders häufig allerdings in dessen jüngeren Partien hinter dem Vegetationspunkt stattfinden. Bei *L. pseudo-mas var. polydactyla Dadds* dagegen sind Kernwanderungen und Kernverschmelzungen ausschließlich in geringem Abstand hinter dem Vegetationspunkt, also in derjenigen Zone festgestellt worden, aus welcher auch die jungen Embryonen ihren Ursprung nehmen. Der Durchtritt des Kerns aus einer Zelle in eine benachbarte ist nach den beiden Autoren von Gestaltsveränderungen des wandernden Kerns (vgl. Fig. 69) begleitet und wird von ihnen auf die Wirkung chemotaktischer Einflüsse zurückgeführt. In den zweikernig gewordenen Zellen soll eine Vereinigung der Kerne stattfinden und hernach die verdoppelte Chromosomenzahl bei den weiteren Teilungen beibehalten werden.

Nur von solchen, durch den Verschmelzungsprozeß vegetativer Kerne gewissermaßen diploid gewordenen Zellen soll dann die apogame Entstehung neuer Sporophyten ausgehen. Farmer und Digby stellten auch fest, daß die in den Prothallien dieser beiden Formen häufigen Kernwanderungen und Kernverschmelzungen in den Prothallien der typischen *L. pseudo-mas* und der untersuchten aposporen *Athyrium*-Formen vollständig fehlen. Bei *L. pseudo-mas var. polydactyla* waren dagegen von L. Digby schon 1905 in

nicht weniger als 73% der untersuchten jungen Prothallien solche Kernverschmelzungen und nachfolgende Keimbildung nachgewiesen worden.

Die beiden Autoren verglichen diese besondere Art des Ersatzes der sonst durch normale Befruchtung erfolgenden Chromosomenverdopplung mit den ebenfalls als Befruchtungsvorgang aufgefaßten Kernverschmelzungen bei Uredineen und Ascomyceten. Dieser Vergleich ist meiner Ansicht nach allerdings nicht gerade glücklich gewählt. Eine mehr als rein äußerliche Ähnlichkeit ist zwischen den verglichenen Vorgängen nicht wohl vorhanden, handelt

Fig. 69. Kernübertritte und Kernverschmelzungen in Prothallien von *Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Wills. 1.* Kernübertritte in verschiedenen Stadien, *2.* Verschmelzung des Kernes einer Prothalliumzelle mit dem aus der benachbarten Zelle eingewanderten Kern. Nach Farmer und Digby (1907, Taf. 19 Fig. 46 u. 50), aus Winkler (1908).

es sich doch nach den neueren Untersuchungen bei den genannten Pilzen um Organismen, die eine außerordentlich starke Reduktion der geschlechtlichen Fortpflanzung erfahren haben, wobei aber diejenigen Zellen, zwischen welchen es zu Kernverschmelzungen kommt, immerhin als Reste oder als Ersatz von Geschlechtsorganen oder Geschlechtszellen gedeutet werden können. Bei den beiden *Lastrea*-Formen dagegen liegt die eigenartige Erscheinung vor, daß völlig normal aussehende Geschlechtsorgane Geschlechtszellen zur Reife bringen, von denen sowohl die männlichen wie die weiblichen zur Fortpflanzung unfähig zu sein scheinen und an Stelle derselben in gewöhnlichen vegetativen Zellen durch Verschmelzung von Kernen eine Verdoppelung der Chromosomenzahl und damit die Möglichkeit zur apogamen Entstehung von Keimen geschaffen werden soll.

Nach der Chromosomenzahl der Kerne ihrer apogam entstehenden Sporophyten würden also die beiden *Lastrea*-Varietäten der diploiden Apogamie beizurechnen sein. Von den übrigen Beispielen unterscheiden sie sich allerdings dadurch wesentlich, daß die diploide Chromosomenzahl ihrer Sporophyten nicht auf dem Ausbleiben der Reduktionsteilung und der Ausbildung diploider Gametophyten beruhen soll, sondern die Embryonen liefernden vegetativen Zellen des Gametophyten erst nachträglich durch vegetative Kernverschmelzungen diploid werden.

Natürliche Aposporie konnten Farmer und Digby weder bei *var. Wills*, noch bei *var. Dadds* feststellen. Versuche, sie durch Anwendung derjenigen Methoden künstlich zu erzeugen, welche an abgeschnittenen Wedeln der besprochenen *Athyrium*-Formen reichlich Prothalliumbildung hervorrufen, blieben gänzlich ohne Erfolg. In beiden Varietäten würde also eine von Aposporie unabhängige diploide Apogamie vorliegen, deren prinzipiell wichtige Abweichung vom typischen Verlauf der Fortpflanzungsvorgänge der *Polypodiaceae* nicht in der apogam aus vegetativen Prothalliumzellen erfolgenden Embryobildung, sondern darin zu sehen wäre, daß die mit dem regulären Wechsel der Generationen verknüpfte Änderung der Chromosomenzahl hier einerseits durch reguläre Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen, andererseits aber durch den Ersatz der normalen Befruchtungsvorgänge durch vegetative Kernverschmelzung zustande kommen soll.

Eine zweite, nicht minder eigentümliche Form der Apogamie ist von Farmer und Digby für *L. pseudo-mas var. cristata apospora Druery* beschrieben worden. Im Gegensatz zu den beiden *var. polydactyla Wills* und *Dadds* handelt es sich hier um eine sporenlose Form, an welcher die Prothallien apospor und zwar nicht nur apikal und marginal, sondern auch aus den Flächen der Fiederchen hervorgehen. Antheridien sollen an diesen Prothallien nur spärlich erzeugt werden, Archegonien wurden niemals wahrgenommen und die Entwicklung des Embryos aus einer Hypertrophie festgestellt, die ihrerseits unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt ihren Ursprung nimmt.

Die Untersuchung der Chromosomenzahl dieser Form ergab, ähnlich wie bei *Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae*, innerhalb der Organe und Gewebe desselben Individuums schwankende Zahlen. In Teilungsfiguren vegetativer Prothalliumzellen, ebenso in jungen Antheridien wurden durchschnittlich 60, in den Zellen von Embryonen dagegen 60—78 Chromosomen gezählt[1]). Eine

[1]) L. Digby hatte 1905 für diese Form als Mittel einer beträchtlichen Anzahl von Zählungen in Zellen des Gametophyten 43 Chromosomen angegeben und

Chromosomenreduktion findet bei dieser *Lastrea*-Varietät wie bei allen anderen aposporen Polypodiaceen nicht statt. Die Verfasser geben weiter an, daß sie eine größere Anzahl von Prothallien dieser Form umsonst nach Kernwanderungen und Kernverschmelzungen durchgesehen hätten. So würde sich also *L. pseudo-mas var. cristata apospora Druery* von den beiden Varietäten *polydactyla Wills* und *Dadds* nicht nur durch das Ausbleiben der sonst einer Gametophytenbildung vorausgehenden Reduktion, sondern auch das Unterbleiben der vegetativen Kernverschmelzung unterscheiden.

Bei der Diskussion der Frage, ob der Entwicklungsgang von *L. pseudo-mas var. cristata apospora Druery* mit der ursprünglichen Chromosomenzahl des Sporophyten oder des Gametophyten der Stammform zurückgelegt wird, machen die beiden Verfasser auf die im Vergleich zu den apogamen *Lastrea*-Formen „kleinere" Chromosomenzahl aufmerksam. Bei Vergleichung mit dem Gametophyten derselben und demjenigen der typischen Form seien diese Unterschiede allerdings nur gering, im Vergleich mit den Sporophyten dagegen auffallend. Daraus schließen sie, daß bei der Entstehung dieser Varietät eben ein Sporophyt ohne Änderung der Chromosomenzahl aus einem Gametophyten entstanden sein müsse, welcher seinerseits aus einer durch normale Tetraden- und Reduktionsteilung entstandenen Spore hervorgegangen sein soll. Es bildet dieser Fall nach ihrer Ansicht gewissermaßen ein Gegenstück zum Verhalten der aposporen und apogamen *Athyrium*-Formen, bei welchen ein Gametophyt unabhängig von der Reduktion aus einem Sporophyten entsteht, und beide Generationen die ursprüngliche Chromosomenzahl des Sporophyten aufweisen. Während alle aposporen *Athyrium*-Arten und die apogame *Lastrea pseudo-mas polydactyla* als Fälle diploider Apogamie erscheinen, würde hier ein Fall erblicher haploider Apogamie vorliegen.

Farmer und Digby erwähnen 1907, daß die Resultate ihrer vorläufigen Mitteilung (1903) über die Fortpflanzungsvorgänge bei *Lastrea* mit einigem Zweifel aufgenommen worden seien und daß sie sich bemüht hätten, die geäußerten, wie andere vorauszusehende Bedenken sorgfältig zu prüfen. Sie sind nach der eingehenden und sorgfältigen Nachprüfung bei ihren früheren Angaben verblieben.

Eine dritte, nicht minder eigentümliche Kombination von Apogamie und verschobener Chromosomenverdoppelung wird von R. Allen (1911) für *Aspidium falcatum* und von M. N. Steil (1915b)

dazu bemerkt: „This calculation is certainly too low owing to the difficulty of realising every individual when dealing with high numbers; 50 is probably nearer the actual figure."

für *Nephrodium hertipes* angegeben. Die Sporophyten dieser Pflanzen sollen sich apogam aus vegetativen Zellen haploidkerniger Prothallien bilden und selber haploidkernig sein. Erst in den Sporangien würden dann diejenigen Zellen, die sonst den sporogenen Zellkomplex darstellen, sich paarweise zu den Sporenmutterzellen vereinigen und diese unter Reduktionsteilung die Sporen liefern. Ich glaube nicht, daß dieses unerwartete Generations- und Kernphasenwechselschema einer eingehenden Nachuntersuchung standhalten wird. Die Vorgänge der Kernverschmelzung, der vermuteten Reduktionsteilung sind noch nicht einwandfrei dargelegt, die Chromosomenverhältnisse derart unsicher zu übersehen, daß auch für diese Formen der haploide oder diploide Charakter der beiden Generationen noch in keiner Weise sichersteht.

Die Hauptschwierigkeiten, die sich der sicheren Lösung all dieser Fragen entgegenstellen, bestehen in den großen Chromosomenzahlen. Die Chromosomenzahl der Kerne scheint gerade in denjenigen Verwandtschaftskreisen der *Polypodiaceae* besonders groß zu sein, in welchen Apogamie und Aposporie häufig sind. Die von Farmer und Digby wie von anderen Forschern, die sich mit der Cytologie dieser Farne beschäftigt haben, festgestellten Zahlen und ein Blick auf die Zeichnungen, welche diese Angaben belegen sollen (vgl. Fig. 67 und 68), ergeben ohne weiteres die außerordentliche Schwierigkeit dieser Aufgabe. Die Feststellung von Chromosomenzahlen von 40 an aufwärts ist eine Aufgabe, an die nur wenige Cytologen gerne herantreten. In der cytologischen und entwicklungsgeschichtlichen Literatur fehlt es nicht an zahlreichen Belegen dafür, daß die Bestimmung viel kleinerer Chromosomenzahlen wie 12, 16, 24 nicht leicht ist und schon bei solchen Zahlen die Angaben gewiegter Forscher für dieselbe Pflanzenart vielfach stark auseinandergehen. Diese Schwierigkeiten machen es begreiflich, daß einzelne Botaniker, die sich selbst mit der Zählung viel geringerer Chromosomenzahlen abgemüht haben, nicht unberechtigte Zweifel geäußert haben, ob Chromosomenzahlen von 60, 100 und mehr mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln mit annähernder Genauigkeit bestimmt werden können. Ich muß auf Grund meiner eigenen Erfahrungen einen ähnlichen Standpunkt einnehmen. Das schließt nicht aus, daß dem reichen Maß von Arbeit und der ungewöhnlichen Geschicklichkeit, auf welchen die von Farmer und Digby mitgeteilten Zahlen ganz sicher beruhen, große und aufrichtige Bewunderung gezollt wird. Daß diese Forscher selbst von der Schwierigkeit ihrer Aufgabe und der Möglichkeit von Fehlern aus eigener Erfahrung überzeugt waren, geht aus den Worten hervor, mit welchen sie z. B. die Angabe der Chromosomenzahl (ca. 90) bei *Athyrium Filix femina var. clarissima* (l. c. S. 164)

begleiten: „It will of course be readily understood by those who are familiar with cytological work of this kind that an exact estimation is impossible, but we have taken every care to get as near as possible to the real number. In our former communication the totals were underestimated, owing to the great difficulty of distinguishing the individuals.“

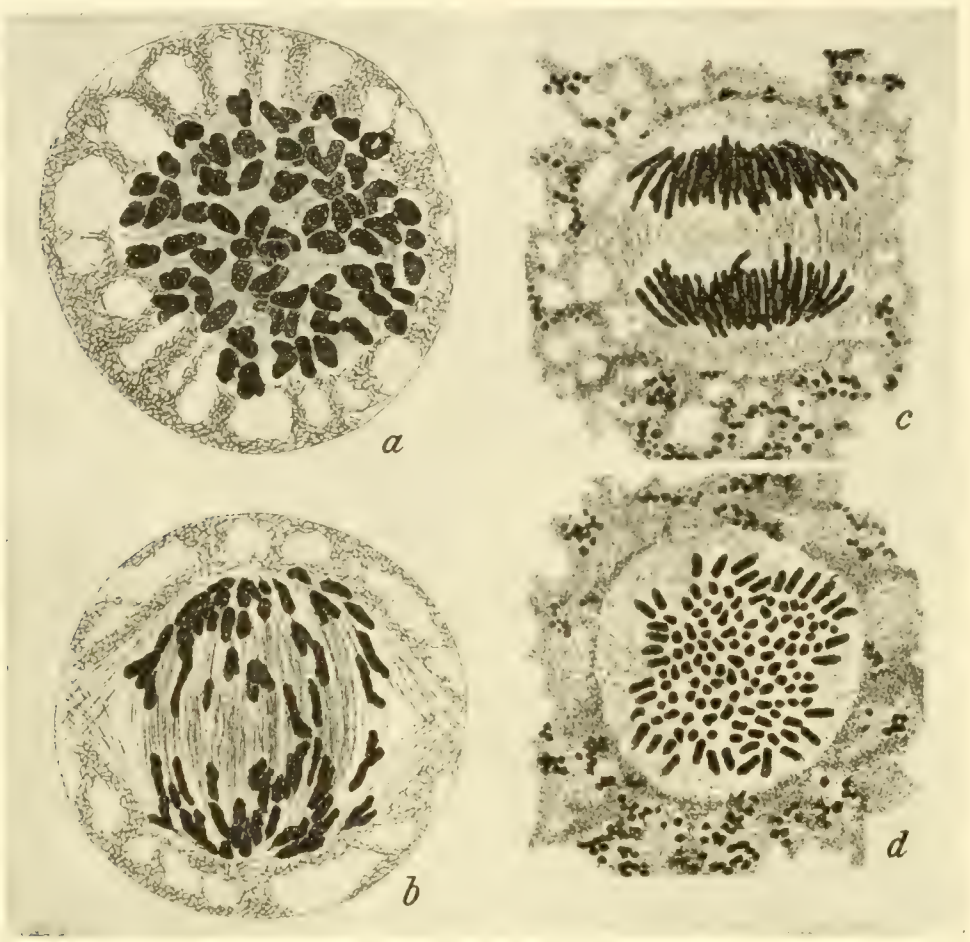



Fig. 70. Kernteilungen aus dem Verlauf der Sporogenese und der ersten Teilung der befruchteten Eizelle von *Nephrodium molle Desv.* *a* Metaphase der ersten Kernteilung einer Pollenmutterzelle mit 64 bivalenten Chromosomen in Polansicht. *b* Anaphase desselben Teilungsschrittes in Seitenansicht. *c* Anaphase der Teilung des Zygotenkerns einer befruchteten Eizelle in Seitenansicht, *d* dieselbe Teilung in Polansicht, mit 128 Chromosomen. Nach Yamanouchi (1908a, Taf. 3, Fig. 29 u. 32; 1908b, Taf. 8, Fig. 57 u. 58).

Einzelne Autoren haben darauf verwiesen, daß speziell bei den Chromosomenzählungen an den genannten *Lastrea*-Formen Irrtümer unterlaufen sein könnten, und die große Variabilität der Zahlenangaben für die verschiedenen Organe derselben Pflanze darauf beruhe, daß in manchen Kernteilungen schon längsgespaltene Chromosomen doppelt gezählt worden seien. Für die Richtigkeit der Zahlenangaben von Farmer und Digby und damit indirekt

zugunsten ihrer Schlüsse auf das Wesen der Apogamie dieser Formen sind zu verschiedenen Malen die Angaben von Yamanouchi (1908) ins Feld geführt worden. Er gibt für das von ihm untersuchte, zu induzierter Apogamie befähigte *Nephrodium (Dryopteris) molle* ebenfalls 64—66 Chromosomen als Haploidzahl des Gametophyten, 128—132 Chromosomen als diploide Zahl des Sporophyten an. Damit ist natürlich für die Richtigkeit der Chromosomenzahlen der anderen *Dryopteris*-Arten und ihrer Auffassung als haploid oder diploid nur ein indirekter Anhaltspunkt gegeben. Es könnte ja, wie z. B. Gates (1909, S. 546) ausführt, *Dryopteris molle* ähnlich wie *Oenothera gigas* und einige andere später zu erwähnende Fälle, im Vergleich zu seinen Verwandten eine Chromosomenverdoppelung erfahren haben, also tetraploid sein. Für den Sporophyten vieler anderer Polypodiaceen sind nur halb so viele Chromosomen nachgewiesen. So könnte, wie Gates meint, eine solche Annahme erklären, warum das mit 64 oder 66 Chromosomen ausgestattete Prothallium von *Dryopteris molle* apogam auch einem Sporophyten mit dieser Chromosomenzahl den Ursprung geben könne, da diese Zahl im Verhältnis zu derjenigen der anderen sexuellen Arten immer noch eine diploide sei.

Bei der Untersuchung des Kernteilungsverlaufes in den Wurzelspitzen einiger *Polypodiaceae* hat Litardière (1912) die diploide Chromosomenzahl von *Pteris multifida* zu 52 (Calkins, 1897: 120 bis 130 Chromosomen!), diejenige von *Asplenium bulbiferum* zu 64, diejenige von *Adiantum cuneatum* zu ebenfalls ungefähr 64 (Calkins, 1897: 120—130) und diejenige von *Dryopteris Filix mas var. crenata* nach Zählungen in mehreren Polansichten zu 72—76 festgestellt. Die von Farmer und Digby angegebenen Zahlen von ca. 72 Chromosomen in den Kernen des Gametophyten der untersuchten Formen von *Lastrea pseudo-mas* könnten also sehr wohl der diploiden Chromosomenzahl der ursprünglich geschlechtlichen Form entsprechen. Da Farmer und Digby selbst bei den aposporen und apogamen *Athyrium*-Formen und bei *Scolopendrium* ausschließlich diploide Chromosomenzahlen im Gametophyten festgestellt haben, die Chromosomenzahl von *Lastrea pseudo-mas var. cristata apospora* ziemlich nahe an diejenige der diploid-chromosomigen apogamen *Athyrium*-Arten heranreicht, so ist wenigstens für diese Form die Möglichkeit diploider, an Stelle der postulierten haploiden Apogamie wohl nicht völlig von der Hand zu weisen. Eine ganze Anzahl von Schwierigkeiten, welche bei der von den beiden Autoren gemachten Annahme haploider Apogamie dem Verständnis der Besonderheiten in der Fortpflanzung dieser Form entgegenstehen, würden bei Annahme des diploiden Charakters ihrer Prothalliumkerne ohne weiteres wegfallen. Statt der eigen-

tümlich berührenden Angabe, daß an normal entstehenden Prothallien die normal haploidkernigen Spermatozoiden und Eizellen samt und sonders, nicht nur vereinzelt und unter bestimmten äußeren Bedingungen, sondern erblich zur normalen Fortpflanzung unfähig sein sollen und deshalb vegetative Apogamie notwendig werde, hätten wir bei Annahme von Diploidie der Prothalliumkerne, genau wie bei einigen anderen aposporen Formen, Ausschaltung diploidkerniger Geschlechtszellen und Weiterentwicklung diploidkerniger vegetativer Zellen. Auch für die beiden anderen *Lastrea*-Formen würde die Annahme von Diploidie ihrer Prothallien die vegetative Keimbildung an sich schon erklären. Es wäre weiter zu prüfen, ob die von Farmer und Digby beobachteten Kernwanderungen und Kernverschmelzungen nicht etwa als abnorme Teilungs- und Verschmelzungsvorgänge aufgefaßt werden sollten, die in der Umgebung einzelner sich weiter entwickelnder vegetativer Zellen ausgelöst werden und also auch hier somatische Apogamie vorliegen könnte. Dies hätte allerdings weiter zur Voraussetzung, daß die von Farmer und Digby für diese Formen angenommene Tetradenteilung der Sporenmutterzellen in den ersten Stadien der heterotypischen Teilung vielleicht wirklich die Vorbereitungsstadien zur Reduktion aufweist, im weiteren Verlaufe aber, wie bei den apogamen Angiospermen, der heterotypische Teilungsverlauf verlassen oder rückgängig gemacht wird und die Sporen nicht die haploide, sondern die diploide Chromosomenzahl erhalten. Ähnliche Überlegungen ließen sich an die Angaben von Allen und Steil anschließen. Dadurch werden aber vorderhand die auf ernsthaften Beobachtungen beruhenden Angaben dieser Forscher nicht umgestoßen. Es ist abzuwarten, in welchem Sinne spätere Untersuchungen entscheiden werden.

Alle bisher angegebenen Möglichkeiten der Entstehung von Apogamie sind also vorderhand im Auge zu behalten und in bezug auf die Chromosomenzahlen im Wechsel der Generationen apogamer und apogam-aposporer Farne vier Möglichkeiten zu unterscheiden:

1. Apogame Farne, deren Prothallien aus normal erzeugten, haploidkernigen Sporen hervorgehen, in ihren Zellen zum Teil haploide, zum Teil diploide Kerne aufweisen, welche durch Kernwanderungen und Kernfusionen in vegetativen Zellen zustande kommen. Ursprung der Sporophyten aus vegetativen, diploidkernigen Prothalliumzellen.

2. Apogame Farne, deren Prothallien aus haploidkernigen Sporen entstehen und aus haploidkernigen vegetativen Zellen Sporophyten erzeugen. Sporophyten bis zur Bildung der Sporenmutterzellen haploid; diese werden durch Kern- und Zellverschmelzungen diploid.

3. Apogame Farne, deren Prothallien apospor aus sterilen Sporangien, in den Sori, apikal oder marginal an den Blattfiedern des Sporophyten entstehen, in allen Kernen die diploide Chromosomenzahl des Sporophyten aufweisen und Embryonen entweder aus diploiden Eizellen oder diploiden vegetativen Prothalliumzellen erzeugen.

4. Apogame Farne mit aposporem Ursprung der Prothallien, wobei die ursprüngliche haploide Chromosomenzahl der Kerne des Gametophyten in beiden Generationen beibehalten werden soll und neue Sporophyten aus vegetativen Prothalliumzellen hervorgehen.

### c. Die Chromosomenzahlen in Fällen induzierter Aposporie und Apogamie.

Mit der von Farmer und Digby angenommenen habituellen haploiden Apogamie wird die gelegentliche und induzierte Apogamie bei sonst normalgeschlechtlichen Formen, wenigstens in einigen Punkten übereinstimmen. Wieder anders werden die cytologischen Verhältnisse bei induzierter Aposporie an sonst normalgeschlechtlichen Formen liegen müssen. Über beide Möglichkeiten liegen in cytologischer Hinsicht erst wenige Angaben vor.

Heilbronn konnte an den Prothallien von *Cystopteris fragilis f. polyapogama* in keinem Falle Kerndurchtritte oder Kernverschmelzungen in den apogamen Höckern wahrnehmen. Er läßt daher die Frage offen, „ob bei der Entwicklung des apogam entstandenen Sporophyten die Chromosomenzahl regenerativ verdoppelt wird oder nicht". Leider kam seine Arbeit schon zum Abschluß, als die Blätter der von ihm erhaltenen Sporophyten zum ersten Male Sporen trugen. Eine Angabe über die Erblichkeit der von ihm studierten Form liegt daher noch nicht vor. Ebenso war es Heilbronn nicht gelungen, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen festzustellen. Er schließt aber aus der gleichzeitigen Entstehung von Pflanzen aus vegetativen Höckern und aus Eizellen auf dem nämlichen Prothallium, daß bei diesen Formen ein Fall generativer Apogamie nach der Definition von Winkler vorliege.

Ein anderes Beispiel induzierter Apogamie, das bereits genannte *Nephrodium molle Desv.* ist dagegen von Yamanouchi (1907 und 1908) in cytologischer Hinsicht in musterhafter Weise untersucht worden. Als Vorbereitung für das Studium der Apogamie von *Nephrodium molle* hat er in besonderen Arbeiten die Sporogenese (1908a, vgl. Fig. 70), die Spermatogenese, Oogenese und die Befruchtungsvorgänge (1908b) dieses Farnes untersucht. Dabei hat er

besonderes Gewicht auf ein eingehendes Studium der ruhenden Kerne, der Kernteilungen in den vegetativen Geweben beider Generationen, das besondere Verhalten und Aussehen der Chromosomen bei der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen und bei der Bildung der Sexualzellen gelegt, also kurz das Verhalten der chromatischen Substanz im ganzen Entwicklungszyklus der normale Sporenbildung und Befruchtung aufweisenden Pflanze studiert. Die diploide Chromosomenzahl des Sporophyten wurde zu 128—132,

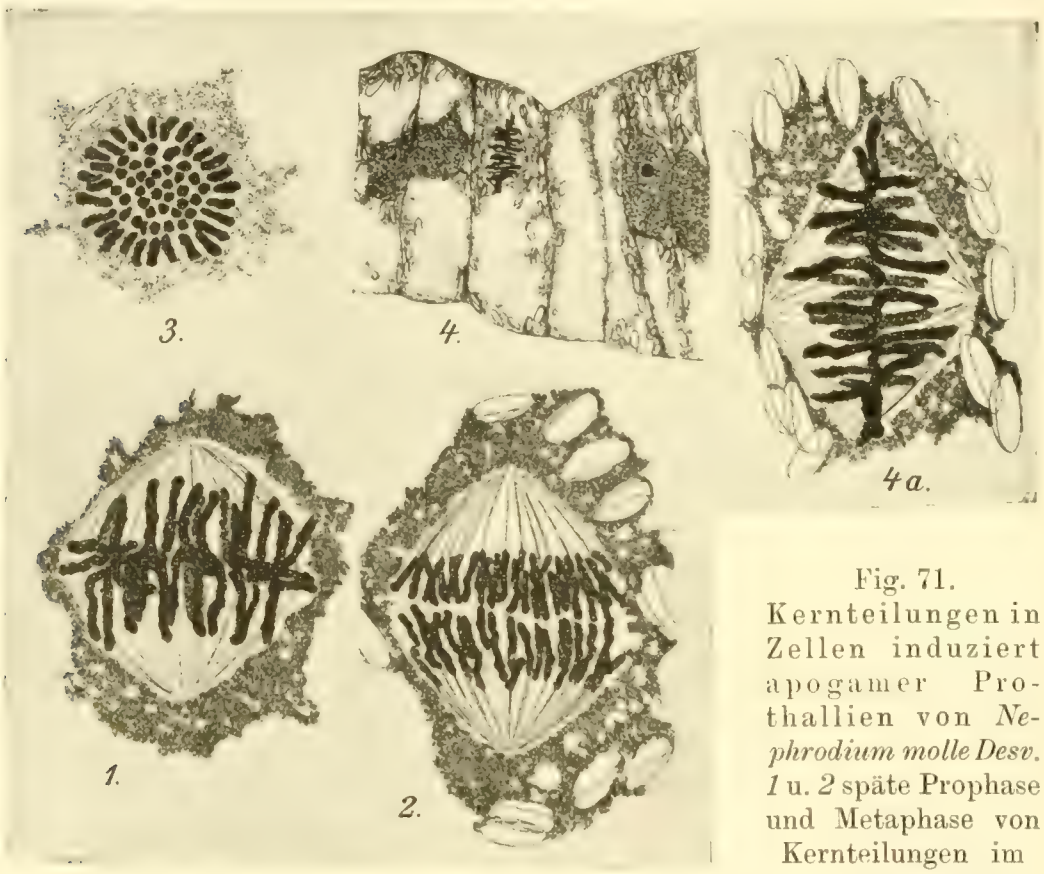



Fig. 71. Kernteilungen in Zellen induziert apogamer Prothallien von *Nephrodium molle Desv.* *1* u. *2* späte Prophase und Metaphase von Kernteilungen im jungen Prothalliumgewebe. *3* Polansicht einer späten Anaphase mit 64 Chromosomen. *4* Schnitt durch eine Prothalliumpartie, aus deren Teilungen die den Sporophyten liefernde Zellgruppe entsteht. In *4a* eine Kernteilung dieses Gewebes vergrößert, Spindel dieser und ähnlicher Teilungen etwas breiter als im normalen Prothalliumgewebe, die Chromosomenzahl dagegen nicht verändert. Nach Yamanouchi (1908c, Taf. 9, Fig. 5, 6, 8, 10 und 10a).

die Anzahl der bei der Vorbereitung zur Reduktion in den Sporenmutterzellen auftretenden Doppel-Chromosomen sowie die haploide Zahl einfacher Chromosomen der Sporenkerne, wie in den Zellen des Gametophyten zu 64 bis 66 bestimmt. Zum Überfluß ist schließlich auch wieder die erneute Anwesenheit von 128—132 Chromosomen in den der Befruchtung nachfolgenden Teilungen des Zygotenkerns und seiner ersten Teilungsprodukte (vgl. Fig. 70c und d) festgestellt worden.

Die unter besonderen Kulturbedingungen (vgl. S. 222) erhaltenen apogamen Prothallien erzeugten frühzeitig und reichlich Antheridien. Archegonien blieben spärlich. Schon nach wenigen Wochen begann dagegen die Bildung einer lokalen Verdickung im mittleren Gewebepolster des Prothalliums. Weder in den Kernteilungen des gewöhnlichen vegetativen Gewebes dieser Prothallien, noch während der Entstehung des den Sporophyten erzeugenden Gewebepolsters waren Abweichungen von der Chromosomenzahl normalgeschlechtlicher Prothallien festzustellen. Yamanouchi beschließt seine Mitteilungen über diesen ersten Fall der experimentellen Erzeugung eines haploiden Sporophyten im Pflanzenreich[1]) mit den Worten: „Whether the sporophyte thus formed may produce spores has not yet been determined". Es sind also Untersuchungen über die Entstehung haploider Farnsporophyten und über deren Sporenbildung, ähnlich den Untersuchungen über die Fortpflanzungsvorgänge experimentell erzeugter haploidchromosomiger Pflanzen und Tiere in Fällen generativer Parthenogenesis der Zukunft vorbehalten.

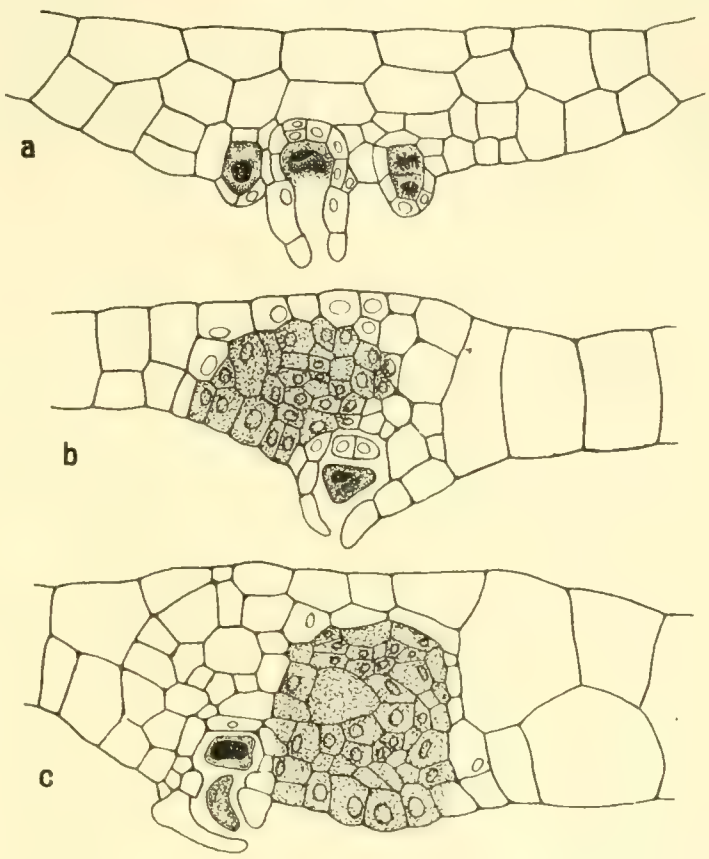



Fig. 72. Schnitte durch normale und apogame Prothallien von *Nephrodium molle Desv.* *a* normales Prothallium mit verschiedenen Entwicklungsstadien von Archegonien. *b* und *c* apogame Prothallien. Die neben den verschieden weit entwickelten Archegonien liegenden Zellgruppen, die apogam zu Sporophyten auswachsen, punktiert. Nach Yamanouchi (1908c, Fig. 1a und b, S. 299 und Fig. 2b, S. 301).

[1]) Die Richtigkeit der Angaben Yamanouchi's wird neuerdings von Mottier (1915) bestritten. Es ist ihm trotz großer Erfahrung in der Prothalliumkultur nicht gelungen, an den Prothallien von *Dryopteris mollis (Jacq.) Hieron.* apogame Keimbildung im direkten Sonnenlicht zu erzielen, auch wenn die Befruchtung völlig ausgeschlossen wurde. Seine Befunde setzen auch stark in Frage, ob wirklich aus den in Yamanouchi's Zeichnungen punktierten Zellgruppen Embryonen hervorgegangen wären.

### d) Bisherige Ansichten über die Ursachen von Aposporie und Apogamie bei Farnen.

Bei den Diskussionen über die Ursachen der Apogamie und Aposporie im Pflanzenreich sind die apogamen und apogam-aposporen Farne viel weniger besprochen worden als die apogamen Angiospermen. Das ist besonders deswegen verwunderlich, weil doch bei einer ganzen Anzahl von Farnen Apogamie experimentell erzeugt worden ist. Das war schon bei den erstbeschriebenen Fällen, den Untersuchungen von Farlow und de Bary der Fall. Ihre Versuchsmethode ist später, vor allem durch Lang (1898), vervollkommnet worden. Lang hat an Prothallien von zahlreichen *Aspidium-*, *Athyrium-*, *Nephrodium-* usw. -Arten eine im einzelnen verschieden verlaufende apogame Entwicklung von Sporophyten oder einzelner Sporangien dadurch hervorgerufen, daß er sie ausschließlich von unten bewässerte und direktem Sonnenlicht aussetzte. Auch Yamanouchi (1908 c), H. Woronin (1908) und W. N. Steil (1915 b) haben Prothallien von sonst normalgeschlechtlichen *Nephrodium-*, *Pellaea-* und *Nothochlaena*-Arten zur Apogamie veranlaßt, indem sie dieselben von wenigzelligen Stadien an im Warmhaus, bei einer Temperatur von 28—32° C und ausschließlicher Bewässerung von unten im direkten Sonnenlicht heranzogen. Es war naheliegend, auch bei den Formen mit erblichem Geschlechtsverlust ähnliche Ursachen anzunehmen. Hierfür schien vor allem die Häufigkeit der mit Aposporie verknüpften Apogamie bei kultivierten Farnen zu sprechen. Daß aber diese Modifikationen der Fortpflanzungserscheinungen offenbar nicht auf die abnormen Kulturbedingungen der Gewächshäuser zurückzuführen sind, zeigt der Umstand, daß von den von Farmer und Digby untersuchten aposporen und apogamen Formen zwei, nämlich *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton* und *Athyrium*

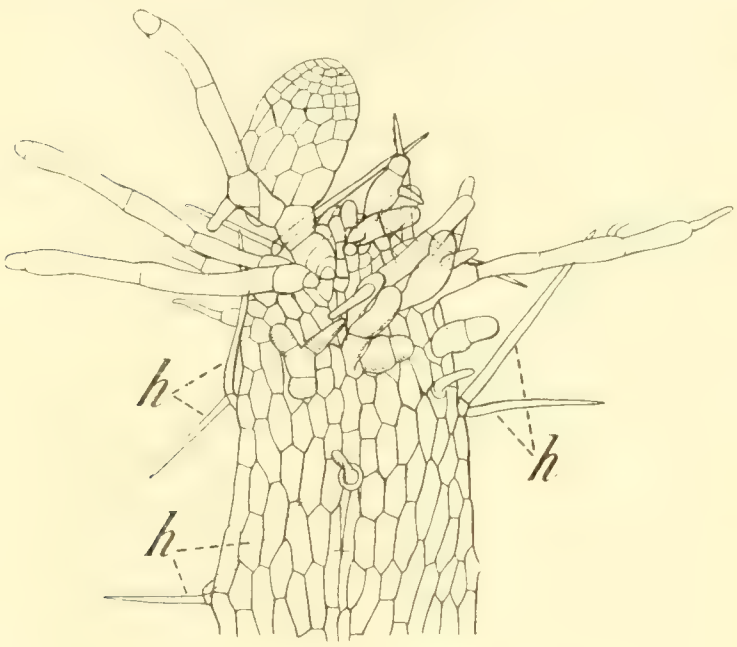



Fig. 73. Aposporie von *Trichomanes Kraussii*. Ende eines Blattfiederchens, dem teils fadenförmige, teils flächenförmige Prothallien entspringen. *h* = Haare des Blattrandes. Aus Goebel (1913, S. 419, Fig. 409).

*Filix femina var. clarissima Jones,* ferner die Originalpflanzen der apogamen *Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Wills* wildwachsend gefunden worden sind. Auch von den später beschriebenen apogam-aposporen Formen wurden mehrere im Freien gesammelt. So gibt z. B. Goebel (1905, S. 243) an, daß die Prothallien von *Trichomanes Kraussii* auch an ihrem natürlichen Standorte auf Dominica nicht nur apogame Entstehung von Keimpflanzen aufwiesen, sondern dort auch Prothalliumbildung aus der Spitze des ersten Blattes einer Keimpflanze gefunden wurde. Diese Art hat, wie er später (1913, S. 421) schreibt, „ihre Aposporie in der Kultur seit mehr als 10 Jahren beibehalten. Sie ist also gegenüber der Normalform eine, wahrscheinlich durch Mutation entstandene Neubildung".

Bei der Beurteilung der Ursachen für das Zustandekommen der Apogamie der Farne hatte de Bary (1878, S. 476) darauf hingewiesen, daß an den Prothallien regulärer Spezies Sprossung infolge Ausbleibens der Archegonien- oder der Embryobildung weder an den rein männlichen, noch an den weiblichen eintritt. Werden die Archegonien nicht befruchtet, so wachsen sie kräftig weiter und erzeugen fort und fort neue Archegonien. Neuere Beobachtungen sprechen aber wohl dafür, daß auch in der Natur Apogamie bei Farnen nicht nur als konstante Eigenschaft, sondern auch sprungweise und sporadisch auftreten kann. Sie steht dann in Verbindung mit einer Störung der normalen Entwicklung, welche sich auch in anderen Merkmalen des morphologischen Aufbaues äußert. Durch erbliche Fixierung der neuen Eigenschaften wären dann, wie angenommen wurde, neben den sexuellen Stammarten die apospor-apogamen neuen Formen hervorgegangen. So hielt es de Bary für unzweifelhaft, daß die Apogamie „rasch und plötzlich, d. h. mit der Differenzierung einer Varietät, eintreten könnte" und „die beiden korrelativen Erscheinungen (d. h. Eintreten der vegetativen Sprossung und Ausbleiben der regulären Embryobildung) sich nicht wechselweise ursächlich bedingen, sondern eine gemeinsame Ursache haben müssen, und ferner, daß diese Ursache in spezifischen, derzeit unerklärten Eigenschaften liegt".

H. Woronin (1908, S. 160) ist der Ansicht, daß die Apogamie durch Mutation entstanden und dann fixiert worden sein könnte. Als Ursache des Auftretens apogamer Sprossungen an Prothallien scheint ihr in einigen Fällen die Trockenheit in Frage zu kommen. Sie weist darauf hin, daß die von ihr untersuchten apogamen *Pellaea-* und *Nothochlaena*-Arten Bewohner tropischer Kalkfelsen seien, auf denen die Temperatur ziemlich hoch und der Boden schon seiner Beschaffenheit wegen durch Trockenheit ausgezeichnet

sei. „Infolge der Unmöglichkeit befruchtet zu werden, sind die Sexualorgane funktionslos geworden und allmählich atrophiert oder hypertrophiert, und Anhäufung von Nährmaterial, das sonst zur Entwicklung der befruchteten Eizelle verwendet wurde, hat hier die Bildung der apogamen Pflanze veranlaßt."

Daß Aposporie und Apogamie wirklich spontan auftreten können, geht wohl am schönsten aus einer Beobachtung Goebels (1905, S. 239) hervor. Er hat an einem der im Münchener botanischen Garten kultivierten Exemplare von *Asplenium dimorphum* ein Blatt vorgefunden, das sich vor anderen Sporangien und „Adventivsprosse" tragenden Blättern dadurch auszeichnete, daß die Sporangiumbildung seiner Fiedern reduziert war, diese dagegen apospor Prothallien erzeugten[1]). Die Pflanze, an welcher dieses eine apospore Blatt gefunden worden war, erwies sich im Laufe der beiden nächsten Jahre als völlig normal. Auch diejenigen Ableger, welche aus den von dem abnormen Blatte abgenommenen und weiter kultivierten Adventivsprossen herangezogen wurden, zeigten keine Aposporie. Es ist also, nach der Ansicht von Goebel, in diesem Falle die Aposporie eine in Verbindung mit anderen abnormen Vorgängen auftretende Mißbildung. Dahingestellt bleiben muß bei dieser Auffassung, ob die Fähigkeit zur aposporen Entwicklung latent in dieser Pflanze vorhanden ist, und nur unter bestimmten Bedingungen hervortritt. Wahrscheinlicher allerdings ist, daß auch hier induzierte Aposporie, ein Gegenstück zur induzierten Apogamie vorliegt. Hier wie dort handelt es sich aber um keine mit Geschlechtsverlust verbundene erbliche Fortpflanzungsart. Auch bei dem von Heilbronn (1910) beschriebenen *Cystopteris fragilis Bernhardi f. polyapogama Heilbr.* ist Apogamie nicht die einzige Fortpflanzungsart der Prothallien. Nach den Feststellungen

[1]) Nach Goebel (1905, S. 239) war der Übergang zur Aposporie an diesem Blatte von *Asplenium dimorphum* mit einer abnormen Teilung der Blattfläche und Ausbildung schmälerer Fiedern verbunden. Die Sporangiumbildung war stark reduziert. Die Sori fehlten entweder ganz oder waren abnorm ausgebildet. Das Indusium war kurz und teilweise lappig ausgewachsen, die Sporangien verkümmert. Prothalliumbildung aus abnormen Sporangien unterblieb vollständig, dagegen wurden an den Enden der Blattfiedern reichlich Prothallien sichtbar, die ganz allmähliche Übergänge in die Gewebe der Blattfiedern zeigten. Sie waren teilweise kraus verzogen, ließen aber vielfach eine Scheitelbucht erkennen und trugen auf ihrer Unterseite Archegonien, weniger häufig Antheridien, und kurz bleibende Rhizoiden. Auf Torf überpflanzt wuchsen diese Prothallien kräftig heran, ihre Antheridien und Archegonien waren abnorm gebaut. Vor allem fiel die bedeutende Größe der Antheridien auf, von der hernach Strasburger (1907a, S. 169) annahm, daß sie durch Doppelzahl der Chromosomen in den Kernen ausgelöst werde. Ihre Sexualzellen selbst waren offenbar „minderwertig" und nicht zur Befruchtung geeignet.

von Heilbronn ist bei diesem Farn im Spätherbst und Winter die Entwicklung von normalen Prothallien mit Sexualorganen und regulär entstehenden Sporophyten vorherrschend, während im Frühjahr und Sommer die Neigung zu apogamer Fortpflanzung die Oberhand gewinnt. Durch Versuche konnte er dann zeigen, daß die Verschiedenheit der Lichtverhältnisse von Einfluß auf die Entwicklung im apogamen oder normalen Sinne ist.

### e) Über Farnbastarde und die Möglichkeit des hybriden Ursprunges der apospor-apogamen Formen.

Sind auch bei den Farnen Anhaltspunkte für die Annahme eines hybriden Ursprunges apospor-apogamer Formen vorhanden? Ich möchte von vornherein diese Fragestellung auf diejenigen Fälle beschränken, in welchen der ganze Entwicklungszyklus ohne Chromosomenreduktion durchlaufen wird, Sporophyt und Gametophyt die gleiche diploide Chromosomenzahl aufweisen und es sich um die erbliche Fortpflanzungsform handelt. Es kommen dabei mehrere Möglichkeiten des genetischen Verhältnisses der beiden Generationen unter Ausschaltung der Reduktionsteilung in Betracht. Sie bilden eine Reihe, welche eine allmähliche, immer weitergehende Zurückverlegung der Gametophytenbildung im Entwicklungsgang des Sporophyten ausdrückt. Eine ganze Anzahl der bis jetzt untersuchten Fälle lassen sich gut in diese Reihe einordnen. Für andere Kategorien dagegen sind zurzeit Beispiele noch nicht bekannt.

1. Bildung diploidkerniger Prothallien aus Sporen, die ohne Reduktionsteilung aus Sporenmutterzellen hervorgegangen sind (Sporogener Ursprung der Prothallien). Die Embryobildung erfolgt aus unbefruchteten, diploiden Eizellen oder aus diploiden, vegetativen Zellen des Prothalliums.

2. Bildung diploidkerniger Prothallien aus diploiden Zellen junger Sporangien oder aus Zellen des Receptaculums der Sori (Soraler Ursprung der Prothallien). Embryobildung aus unbefruchteten, diploiden Eizellen oder aus vegetativen Prothalliumzellen (z. B. *Athyrium Filix femina var. clarissima Jones).*

3. Bildung diploidkerniger Prothallien, sowohl soralen Ursprunges wie auch als apikale und marginale Bildungen der Blattspreite. Embryobildung aus unbefruchteten, diploiden Eizellen (Beispiele nach Farmer und Digby: *Athyrium Filix femina var. clarissima Bolton* und *var. unco-glomeratum Stansfield),* Embryobildung aus vegetativen Prothalliumzellen.

4. Bildung diploidkerniger Prothallien ausschließlich aus vegetativen Zellen der Blätter (apikaler und marginaler Ursprung). Embryobildung aus unbefruchteten, diploiden Eizellen (Beispiel:

*Scolopendrium vulgare var. crispum)*, oder Embryobildung aus vegetativen, diploidkernigen Prothalliumzellen.

Nicht in Betracht kommt für unseren Erklärungsversuch der Fall von *Lastrea pseudo-mas var. cristata apospora Druery*, sofern sich für denselben die von Farmer und Digby angenommene generative Apogamie bestätigen läßt. Er wird dagegen der ersten Kategorie einzuordnen sein, wenn sich, wie ich vermute, der diploide Charakter der Prothallien dieser Form ergeben wird. Das Gleiche gilt auch für die *var. polydactyla* von *Lastrea pseudomas*, bei welchen nach Farmer und Digby Pseudo-Apogamie, d. h. Ausbildung eines Prothalliums aus einer haploiden Spore und Bildung neuer Sporophyten aus vegetativen, durch Kernverschmelzung diploid gewordenen Prothalliumzellen vorliegen soll. Finden die Angaben von Farmer und Digby späterhin Bestätigung und Erweiterung, so liegen hier offenbar ganz andere Erscheinungen als in den eben aufgezählten vier Kategorien vor, und es ist anzunehmen, daß sie auch ganz andere Ursachen haben werden. Wahrscheinlicher ist aber, daß die Zukunft auch für diese Fälle eher eine Feststellung des diploiden Charakters der Sporen und Prothallien und damit Einordnung in die erste der oben aufgezählten vier Kategorien bringen wird.

Zunächst sei darauf verwiesen, daß an natürlichen Bastarden innerhalb der Farne kein Mangel ist. Schon Focke (1881, S. 422) zählt in seiner Übersicht eine größere Anzahl teils natürlicher, teils in Kultur entstandener Bastarde aus den Gattungen *Polypodium, Gymnogramme, Adiantum, Asplenium, Phegopteris* und *Aspidium* auf. Er erwähnt ferner einen Gattungsbastard, *Scolopendrium vulgare Symonds* × *Ceterach officinarum Willd.*, der allerdings erst einmal und in einem einzigen Exemplare aufgefunden worden sein soll.

Ich habe davon Abstand genommen, die ausgedehnte neuere Farnliteratur auf weitere Angaben über natürliche Bastarde durchzusehen[1]). In den Florenwerken verschiedener Länder wären wohl unschwer unter den kritischen Formen zahlreiche weitere Bastarde oder als Bastarde aufgefaßte Formen ausfindig zu machen. So führen z. B. Schinz und Keller (1914) für das kleine Gebiet der Schweiz nicht weniger als 12 Polypodiaceen-Bastarde (*Cystopteris* 1, *Dryopteris* 5, *Asplenium* 6 Artbastarde) an.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Farnbastarde sind bis jetzt noch nicht eingehend untersucht worden. Focke hat darauf verwiesen, daß an Stelle der bei Bastarden von Tieren und Angiospermen auftretenden Schwächung der geschlechtlichen Funktionen bei den Farnen in erster Linie nicht Hemmungs-

[1]) Eine neuere Zusammenstellung von Beispielen natürlicher Kreuzung bei Farnen gibt W. D. Hoyt (1910, S. 341 u. f.).

bildungen an den Prothallien, sondern im Vorgange der Sporenbildung zu erwarten seien. Angaben über mangelhafte Ausbildung der Sporen bei hybriden Filicineen lagen Focke noch nicht vor, doch erwähnt er, daß bei dem schon damals bekannten Bastard *Equisetum arvense L.* × *E. limosum L.* die Sporen größtenteils sehr klein und farblos blieben, die Schleudern fehlten und nur zuweilen einige wenige normal gebildete dazwischen lägen.

Aus neuerer Zeit liegen Untersuchungen über zwei Farne vor, die mehrfach als Artbastarde betrachtet worden sind. H. Fischer (1909) berichtete über die Fortpflanzung von *Aspidium remotum Al. Br.*, das als Zwischenform oder Bastard zwischen *Nephrodium Filix mas Rich.* und *N. spinulosum Desv.* aufgefaßt wird. Sein Untersuchungsmaterial hatte er an zwei verschiedenen Standorten gesammelt und in der Kultur weiter beobachtet. Die Sporen von drei Pflanzen des einen Standortes waren nicht keimfähig, obschon sie durchaus normal gestaltet schienen und abortierte Sporen nicht häufiger als bei „guten" Arten vorhanden waren. Die Sporen des einen Stockes vom zweiten Standorte keimten reichlich. „Sie bildeten auch zahlreiche junge Pflänzchen, blieben aber durchaus apogam." Ob die Erscheinung sich nur auf den einen Stock beschränkt, oder immer auftritt, wenn Sporen des *A. remotum* überhaupt keimen, ist unentschieden. Mit der Annahme des hybriden Ursprunges von *A. remotum* und der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie läßt sich die Entstehung steriler und apogamer Stöcke sehr wohl vereinigen; die letzteren würden zu Ausgangspunkten für die Bildung apogamer Klone. Von weiteren Untersuchungen an *A. remotum* und Versuchen zu seiner experimentellen Erzeugung darf also eine wesentliche Förderung der neuen Fragestellung erwartet werden. Sodann hat Heilbronn (1910, S. 16) die Sporenentwicklung bei *Asplenium germanicum* untersucht, das schon längst als Bastard zwischen anderen *Asplenium*-Arten aufgefaßt worden ist und dessen Bastardnatur er nun auch durch den Ausgang künstlicher Kreuzungsversuche zwischen den vermuteten Elternarten ziemlich wahrscheinlich machen konnte. Bei der Entwicklung dieses Aspleniums im Freien soll eine Verkümmerung der Sporangien mit frühzeitigem Zerfall des Archespors Regel sein. In der Kultur dagegen trat eine größere Anzahl scheinbar normal entwickelter Sporangien auf; eine cytologische Untersuchung derselben ist nicht vorgenommen worden. Dagegen haben im gleichen Jahre Farmer und Digby (1910, S. 192) eingehend den Verlauf der Sporogenese von *Polypodium Schneideri* beschrieben, das als Kreuzungsprodukt zwischen *P. aureum* und *P. vulgare var. elegantissimum* aufgefaßt wird. Die Entwicklung der Sporangien dieses Bastardes geht sehr verschieden weit. Ein Teil der Anlagen degeneriert früh, andere bilden sich bis zur Differenzierung der Sporenmutterzellen

aus, aber nur wenige Mutterzellen zeigen einen scheinbar normalen Verlauf der Tetradenteilung. Die entstehenden Sporen sind inhaltsarm. Keimung derselben wurde niemals beobachtet. Beweisend für das Auftreten der Sterilität infolge Bastardierung ist allerdings gerade dieses Beispiel nicht, weil aus den Mitteilungen von Farmer und Digby hervorgeht, daß die Fertilität bereits in dem einen der beiden vermuteten Eltern, *P. vulgare var. elegantissimum*, geschwächt ist.

Das Vorkommen von sterilen Bastarden und aposporen Formen innerhalb derselben Verwandtschaftskreise der Farne macht genetische Beziehungen zwischen Bastardierung und Apogamie wahrscheinlich. Im besonderen ist die Häufigkeit der beiden Erscheinungen unter den Kulturformen der Gewächshäuser auffallend. Ist es nicht naheliegend, die Ursache dafür im Umstande zu sehen, daß hier die Bedingungen zu artfremden Bastardierungen in weit höherem Maße als in der freien Natur vorhanden sind?

### f. Zur Methodik experimenteller Untersuchungen zum Nachweis des hybriden Ursprunges der Apogamie und Aposporie bei Farnen.

Trotz der Häufigkeit und Mannigfaltigkeit der apogamen Fortpflanzungserscheinungen und des Vorkommens zahlreicher natürlicher Bastarde sind die Farne doch aus zwei Gründen für experimentelle Untersuchungen über die Ursache der Aposporie und Apogamie nicht ohne weiteres geeignet.

Die Chromosomenzahl der Kerne ist gerade in denjenigen Verwandtschaftskreisen, in welchen Apogamie und Aposporie häufig sind, außerordentlich groß und daher das cytologische Studium der apogamen Formen, der vermutlichen Stammarten derselben, sowie der experimentell zu erzeugenden Bastarde stark erschwert. Eine völlig einwandfreie Beantwortung der Fragen, ob die einzelnen Fälle der Apogamie und Aposporie bei Farnen diploider oder haploider Natur sind, wie sich die Chromosomenzahlen künstlich erzeugter Bastarde zu denjenigen ihrer Eltern verhalten, im besonderen, wenn diese verschieden chromosomig sind usw., ist wohl ausgeschlossen, wenn nicht die Ergebnisse von Chromosomenzählungen durch andere Angaben, z. B. über die Kern- und Zellgrößen, gestützt werden.

Ein zweiter ungünstiger Umstand für den experimentellen Nachweis genetischer Beziehungen zwischen Apogamie und Bastardierung in den Verwandtschaftskreisen der homosporen Filices besteht in der Monözie ihrer Prothallien[1]).

[1]) Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß auch die Prothallien solcher homosporer Farne, für welche lange Zeit Diözie angegeben worden ist, in Wirklichkeit monözisch sind. So bildet *Onoclea Struthiopteris* nach Mottier (1910) auf Erde und unter optimalen Wachstumsbedingungen drei Formen von Pro-

Einwandfreie Versuche über künstliche Parthenogenese sind daher für die meisten homosporen Farne wohl völlig ausgeschlossen, solche über künstliche Bastardierung außerordentlich erschwert. Durch gemischte Aussaat der Sporen von zwei verschiedenen Arten kann allerdings leicht die Möglichkeit einer spontanen Kreuzung geschaffen werden. Von diesem Verfahren ist auch schon vielfach von Gärtnern und Botanikern Gebrauch gemacht worden (vgl. Focke, 1881, S. 423 und Hoyt, 1910, S. 343). Heilbronn (1910) z. B. hat durch paarweise Mischung der Sporen von *Asplenium Ruta muraria, A. septentrionale* und *A. Trichomanes* und Aussaat der Sporengemische versucht, den Nachweis für den hybriden Ursprung des *Asplenium germanicum* zu erbringen. Eine Kreuzbefruchtung trat aber in diesen Mischkulturen niemals ein. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß durch dieses Verfahren nicht doch gelegentlich einige Bastardpflanzen zu erhalten sind. Da aber die Eizellen der meisten Organismen der Kreuzbefruchtung einen gewissen Widerstand entgegensetzen, ist von vornherein zu erwarten, daß in solchen Mischkulturen mit ungefähr gleichen Mengen von Antheridien und Archegonien der beiden Arten in der Hauptsache normale Befruchtung erfolgt und Keimpflanzen der beiden Elternarten entstehen. Findet sich unter diesen gelegentlich eine Form vor, welche in ihren Merkmalen Bastardcharakter aufweist oder aufzuweisen scheint, so wird nicht einmal zu bestimmen sein, aus welcher der reziproken Kreuzungen zwischen den beiden Arten sie hervorgegangen ist. Eine Kontrolle solcher Befruchtungs- und Kreuzungsversuche ist wegen der Stellung der Sexualorgane auf der Unterseite der Prothallien, ihrer verhältnismäßig geringen Größe, der teilweisen Einsenkung in die vegetativen Gewebe usw., völlig ausgeschlossen. Es bleibt daher das Verfahren der einfachen Mischkultur in seinen Ergebnissen ungewiß und für ausgedehntere Untersuchungen zu umständlich.

Auch für die Farne existiert aber die Möglichkeit, nach Vornahme sorgfältiger Vorversuche künstliche Bastardierung unter bedeutend günstigeren Bedingungen auszuführen. Es ist schon lange bekannt, daß die Ausbildung der Prothallien vieler Farne durch den Wechsel äußerer Einflüsse leicht und stark modifiziert wird. In einer Reihe neuerer Arbeiten, von denen nur diejenigen von Nagai (1915) und Klebs (1916) genannt seien, ist gezeigt worden, daß solche Einwirkungen sich auch auf

thallien: kleine, ausschließlich Antheridien tragende Prothallien (männliche Gametophyten), größere Prothallien mit Archegonien (weibliche Gametophyten) und bisexuelle (monözische) Prothallien, welche Archegonien und Antheridien tragen und in einzelnen Versuchen zu ungefähr 10 % der archegonientragenden Prothallien überhaupt festgestellt wurden.

die Ausbildung der sexuellen Organe geltend machen und trotz der potentiellen Monözie der Prothallien eigentlich die Ausbildung der beiderlei Geschlechtsorgane von der Mitwirkung besonderer äußerer Faktoren abhängig ist. So erfolgt an den Prothallien von *Todea*, *Onoclea*, *Osmunda*, *Asplenium*, *Ceratopteris* usw. die Ausbildung von Antheridien auch unter ungünstigen äußeren Bedingungen, während die Entstehung von Archegonien von besseren Bedingungen abhängig ist. Die Literatur über diese Pflanzen findet sich in den Arbeiten von Nagai und Klebs zusammengestellt. Nagai selbst hat für *Asplenium Nidus* und *Osmunda regalis var. japonica* den Einfluß der Ernährung auf die Ausbildung der Sexualorgane quantitativ festzustellen versucht. Er fand, daß bei Kultur der Prothallien in Knopscher Nährlösung Archegonien nur bei Konzentrationen von mehr als 0,175%, Antheridien dagegen noch bei viel geringeren Konzentrationen ausgebildet werden. Zu ihrer Entwicklung ist immerhin für *A. Nidus* ein Minimum der Nährlösung von 0,0175% erforderlich; bei geringeren Konzentrationen bleiben die Prothallien völlig steril. Im Gegensatz dazu sollen die Prothallien der untersuchten *Osmunda*-Art noch Antheridien in destilliertem Wasser bilden.

Auch Licht und Temperatur üben einen nachhaltigen Einfluß auf die Bildung der Geschlechtsorgane aus. Bei verschiedenen Farnen kann nach älteren Untersuchungen von Klebs (1893) ihre Ausbildung durch schwaches Licht völlig unterdrückt und das an sich kurzlebige Prothallium längere Zeit in sterilem Zustande am Leben erhalten werden. Zunehmende Lichtstärke läßt zunächst nur Antheridien, bei intensiverer Belichtung auch Archegonien entstehen. Bei einer mittleren Lichtintensität entwickeln sich beiderlei Organe am üppigsten. Im Verlaufe seiner neuen Untersuchungen über den Einfluß des Zusammenwirkens von Licht und Temperatur auf die Entwicklung der Prothallien von *Pteris longifolia* kam Klebs (1916a, S. 76) hinsichtlich der Bildung von Sexualorganen zu folgenden Ergebnissen:

Flächenförmige Prothallien mit Teilungen nach zwei Richtungen des Raumes entstehen bei einer Belichtungsintensität zwischen 200 und 250 Kerzen Osram, während bei geringerer Lichtstärke ausschließlich lange, quergeteilte Fäden oder sogar nur lange, schlauchförmige Zellen gebildet werden. Herzförmige Prothallien mit einem mittleren Gewebepolster wurden bei Lichtintensitäten von 500—1000 und noch mehr Kerzen erhalten. Erst in diesen durch hohe Lichtintensität hervorgerufenen Zellkörpern entstehen Archegonien, während Antheridien bereits an flächenförmigen Prothallien bei niederer Lichtintensität auftreten können.

Vielleicht gilt diese Beeinflußbarkeit des Geschlechtes nicht für die Prothallien aller homosporen Farne in gleichem Maße. Mottier (1910) betrachtete es z. B. als höchst wahrscheinlich, daß bei *Onoclea Struthiopteris* die Entwicklung rein männlicher und rein weiblicher Gametophyten nicht von den Ernährungsbedingungen abhängig sei, sondern die sexuelle Tendenz in den Sporen voraus bestimmt sei. Männliche Prothallien entstehen bei dieser Form auch unter guten Kulturbedingungen, wie er annimmt, infolge der Dominanz der männlichen über die weibliche Tendenz der Sporen. Aus dem Umstande aber, daß archegonientragende Prothallien, welche ihr Wachstum ohne Bildung eines Sporophyten fortsetzen und dann häufig an zahlreichen kleinen Ausbuchtungen älterer Partien Antheridien ausbilden, schloß er, daß zum mindesten an den weiblichen Prothallien unter besonderen Einflüssen oder infolge Ausbleiben der Befruchtung eine Umstimmung erfolge. Schließlich kam er aber ebenfalls zur Überzeugung (1912, S. 85), daß die Natur der Geschlechtsorgane der Prothallien von *Onoclea Struthiopteris* doch in weitgehendem Maße vom Grade der Belichtung abhängig sei, im diffusen Lichte sich große Prothallien mit Archegonien erzeugen lassen, im direkten Sonnenlichte dagegen nur kleine Prothallien mit Antheridien gebildet werden. So darf also erwartet werden, daß die Anwendung und der weitere Ausbau der in den Studien von Nagai und Klebs angegebenen Methoden auch für experimentelle Fortpflanzungsstudien, vor allem für die künstliche Bastardierung von großer Bedeutung werden können. Sie eröffnen die Möglichkeit, in verschiedenen Aussaaten von Sporen desselben Stockes, ja von demselben Blatte eines Stockes, je nach der Wahl der Kulturbedingungen ausschließliche Bildung von Antheridien zu veranlassen oder die Archegoniumbildung zu fördern. Nachträgliches Zusammenbringen derart herangezogener antheridienreicher Prothallien einer Art mit archegonienreichen Prothallien einer anderen Art, oder Bespritzen weiblicher Kulturen der einen Art mit spermatozoidenhaltigem Wasser aus Kulturen einer anderen Art schließen die Möglichkeit legitimer Befruchtung zwar nicht völlig aus, zum mindesten aber sind die Chancen für das Zustandekommen einer illegitimen Befruchtung bedeutend erhöht. Über die wenigstens in einem Falle erfolgreiche Anwendung solcher Methoden hat schon Heilbronn (1910, S. 21) berichtet[1]). Er hat in archegonienreichen Prothalliumkulturen von *Asplenium septentrionale*, die er mit Wasser bespritzte, das reichlich Spermatozoiden von

[1]) Eine weitere Methode zur Vornahme von Kreuzungen unter mikroskopischer Kontrolle ist im gleichen Jahre von Hoyt (1910, S. 346) beschrieben worden.

*A. Ruta muraria* enthielt, eine Pflanze erhalten, „welche dem schon längst als Bastard angesprochenen *A. germanicum* näher steht als irgend ein anderer bis jetzt bekannter Farn".

Auch bei den homosporen Filices wird, wie bei den anderen Pflanzen, die als Versuchsobjekte für unsere neue Fragestellung in Frage kommen, von möglichst reinem Ausgangsmaterial auszugehen sein. Empfehlenswert wäre, zu den Aussaaten für Bastardierungsversuche nur Sporen zu verwenden, welche von solchen isoliert gehaltenen Stöcken stammen, die vom Experimentator selbst aus Keimlingen herangezogen und in ihrer Nachkommenschaft während mindestens zwei Generationen konstant befunden worden sind.

Den vorstehend erwähnten Nachteilen, welche die Verwendung von homosporen Farnen erschweren, stehen verschiedene Vorteile gegenüber. Als solche seien die reiche Fruktifikation der Sporophyten, die leichte Gewinnung genügend großer Sporenmengen, das gute Keimungsvermögen der Sporen erwähnt. Diese Vorzüge lassen es als nicht ausgeschlossen erscheinen, daß bei homosporen Farnen vielleicht noch rascher als in scheinbar günstigeren Pflanzengruppen das in Aussicht genommene Ziel, die experimentelle Erzeugung einer apogamen oder aposporen Form, zu erreichen sein wird.

## 2. Apogamie und Bastardierung bei heterosporen Pteridophyten.

Leichter als bei den homosporen Filices dürfte experimentelle Bastardierung bei denjenigen Pteridophyten sein, die getrennt geschlechtliche Prothallien aufweisen. Dies ist der Fall bei einzelnen Equisetaceen. Vor allem aber bieten diejenigen Formen günstige Untersuchungsobjekte, welche ihre Sporen, aus denen Prothallien verschiedenen Geschlechts hervorgehen, in besonderen Behältern erzeugen, wo sie infolge der verschiedenen Größe und Form dieser letzteren leicht voneinander unterschieden und getrennt gesammelt werden können. So liegen die Verhältnisse bei den heterosporen Formen. Unter diesen wiederum sind des Vorkommens apogamer Formen sowie der leichten Kultivierbarkeit wegen, vor allem die Gattungen *Marsilia* und *Selaginella* als Untersuchungsobjekte für unsere Fragestellung geeignet.

### a) Die Apogamie von Marsilia Drummondii.

Für *Marsilia Drummondii* hat schon 1897 Shaw bei Kulturversuchen mit isolierten Makrosporen Keimbildung ohne vorausgehende Befruchtung festgestellt. Diese Angabe veranlaßte Nathansohn (1900, S. 100), mehrere *Marsilia*-Arten, im besonderen *M. vestita* und *M. Drummondii* als Objekte für Versuche

über künstliche Parthenogenesis zu wählen. Chemische Reize, auch solche, welche die parthenogenetische Entwicklung bestimmter tierischer Eier veranlassen oder die Winterruhe von Knospen höherer Pflanzen unterbrechen, blieben ohne Einfluß. Dagegen glaubte Nathansohn eine Entwicklungserregung unter dem Einfluß erhöhter Temperatur nachgewiesen zu haben und es schien, als ob die Eier dieser Marsilien sich je nach den äußeren Umständen mit oder ohne Befruchtung entwickeln könnten, also Fälle echter Parthenogenese vorliegen würden. Ausgedehnte Keimversuche und cytologische Untersuchungen von Strasburger (1907a) haben später zur Feststellung geführt, daß bei dem ganzen Formenkreis der *Marsilia Drummondii* Sporophyt und Gametophyt die gleiche Chromosomenzahl 32 aufweisen. Bei *Marsilia nardu, vestita, quadrifolia, elata, hirsuta* und *macra* haben die Kerne der weiblichen und männlichen Gametophyten 16 Chromosomen; in den Embryonen dieser Arten dagegen können wiederum 32 Chromosomen festgestellt werden. Während diese Arten offenbar auf Befruchtung eingerichtet sind, ergab sich für *M. Drummondii* das Ausbleiben der Reduktionsteilung bei der Makrosporenbildung. Trotzdem entwickeln sich die aus den diploidkernigen Makrosporen hervorgehenden Prothallien genau so wie die haploidkernigen von *M. vestita.* Aus den Befunden bei *Antennaria, Thalictrum* und *Alchemilla* usw. hatte Strasburger früher geschlossen, daß bei den apogamen Phanerogamen die dem Prothallium der Pteridophyten entsprechende haploide Generation durch die Doppelzahl der Chromosomen in ihrem Entwicklungsgange nicht gestört werde und in der gewohnten Weise bis zur Bildung des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen fortschreite. Er glaubte dies dem besonderen Verhältnis der Generationen bei den Angiospermen zuschreiben zu müssen. Aus dem Verhalten der *M. Drummondii* zog er nunmehr den Schluß, „daß das zweimalige Vorhandensein eines jeden Chromosoms den Kern nicht an der Auslösung der spezifischen Merkmale der haploiden Generation hindere".

*Marsilia* eignet sich meiner Ansicht nach wiederum mit großer Aussicht auf Erfolg zu Versuchen über die Ursache der Apogamie. Auch in diesem Falle handelt es sich um das Auftreten der Apogamie in einem sehr formenreichen Verwandtschaftskreis. Strasburger hebt unter Berufung auf das Zeugnis von A. Braun (1870, S. 654) hervor, daß im besonderen *M. Drummondii* polymorph sei. Da an den natürlichen Standorten der australischen Marsilien ein geselliges Nebeneinandervorkommen verschiedener Arten konstatiert worden ist, besteht auch hier die Möglichkeit der Bastardierung zwischen verschiedenen Arten und damit der Entstehung hybrider, apogamer Formen. Hinsichtlich der Kulturmethoden

stehen den auszuführenden Versuchen keine großen Schwierigkeiten entgegen. Schon Braun (1872, S. 635) und auch wieder Strasburger haben mit Erfolg geschlechtsreife Pflanzen aus Sporen herangezogen. Die experimentelle Untersuchung allerdings hätte auszugehen von Pflanzen, die aus isolierten Makrosporen und Mikrosporen getrennt aufgezogen und auf den diploiden oder haploiden Charakter ihrer vegetativen Zellen, die Befruchtungsfähigkeit oder apogame Entwicklung der Eizellen, den Verlauf der Reduktionsteilungen usw. sorgfältig untersucht worden sind. Die Beschaffung der notwendigen Sporokarpien dürfte sich aus den Kulturen der größeren botanischen Gärten, vielleicht auch diejenige von Originalmaterial aus Australien, verhältnismäßig leicht machen lassen.

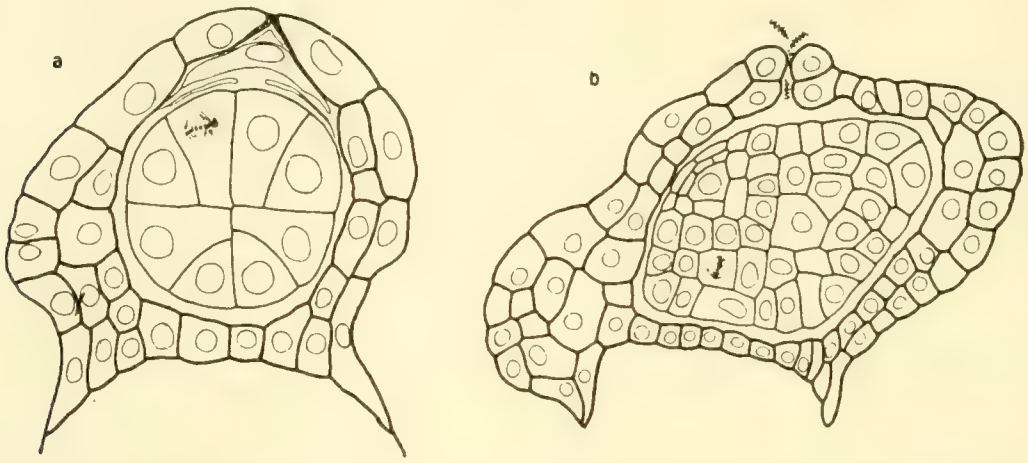



Fig. 74. Embryobildung bei *Marsilia Drummondii* und *vestita*. *a* parthenogenetisch entstandene Keimanlage in einem Archegonium mit erhaltener Kanalzelle von *M. Drummondii*. *b* Geschlechtlich erzeugte Keimanlage von *M. vestita*, im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden, Archegoniumhals offen. Nach Strasburger (1907, Taf. IV, 27 und Taf. VI, 55).

Eine Erscheinung in der Lebensgeschichte der Marsilia verdient noch besonderer Berücksichtigung empfohlen zu werden. Strasburger hat festgestellt, daß in den Sporangien von *M. Drummondii* ein Teil der Sporenmutterzellen eine Reduktionsteilung erfährt. Es sollte daher der Versuch gemacht werden, sowohl aus solchen Sporen mit reduzierten Kernen männliche und weibliche Pflanzen heranzuziehen, als auch aus sicher diploidkernigen Sporen. Es ist zu erwarten, daß die aus befruchteten Eizellen von *M. Drummondii* entstandenen neuen Pflanzen wieder normalgeschlechtlich sein werden und keine apogamen Nachkommen erzeugen, während für die aus unbefruchteten, aber diploiden Eizellen hervorgehenden auch in der späteren Deszendenz immer wieder Aufspaltung in fertile und ovoapogame Individuen wahrscheinlich ist.

### b. Partielle Sterilität und Apogamie bei Selaginella.

Ebenso geeignet wie *Marsilia,* ja in einiger Hinsicht, speziell für Bastardierung, noch günstiger, dürfte sich *Selaginella* verhalten. Finden sich bei *Marsilia* die beiderlei Sporangien und Sporen dicht gedrängt in den Sporokarpien und ist es, wie die Versuche der Vorgänger Strasburgers, vor allem von Shaw und von Nathansohn gezeigt haben, offenbar nicht immer leicht, die Makrosporen völlig von anhaftenden Mikrosporen zu trennen, so liegen bei *Selaginella* bedeutend günstigere Verhältnisse vor. Makrosporangien und Mikrosporangien sind bei den meisten Arten

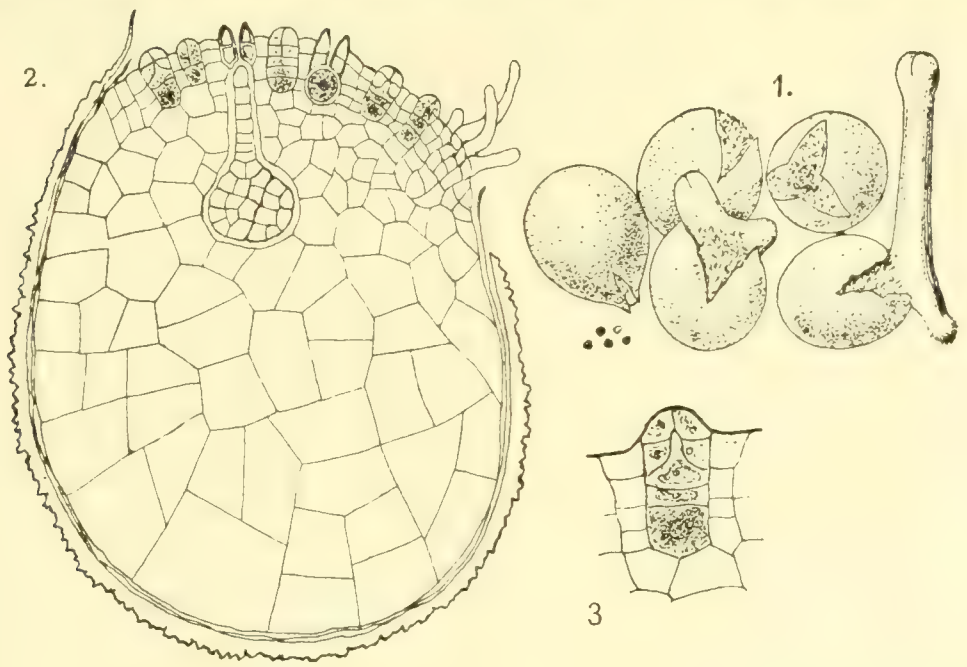



Fig. 75. Sporenkeimung, Prothallium- und Embryobildung bei *Selaginella denticulata.* *1.* Keimende Mikrosporen (mi) und Makrosporen (ma). Vergr. 30/1. *2.* Prothallium mit Archegonien verschiedenen Alters und einem Embryo, im Längsschnitt. *o* äußere, *i* innere Sporenschale, *rh* Rhizoidhöcker. Vergr. 140/1. *3.* Fertig angelegtes, aber noch ungeöffnetes Archegonium, *h* Halswandzellen, *hk* Halskanalzelle, *bk* Bauchkanalzelle, *e* Eizelle. Vergr. 205/1. Aus Bruchmann (1912, S. 184/85, Fig. 1—3).

schon lokal voneinander getrennt, nach Form und Größe leicht makroskopisch zu unterscheiden und daher die beiderlei Sporen einwandfrei isoliert zu gewinnen. Verschiedene Einrichtungen, um deren Kenntnis sich vor allem Goebel (1908) verdient gemacht hat, sorgen bei mehreren genau untersuchten *Selaginella*-Arten dafür, daß die Befruchtung der Eizellen der Makrosporangien durch Spermatozoiden aus derselben Blüte erschwert oder ganz verhindert wird.

Es ist schon längst bekannt, daß in den „Blüten“ zahlreicher Vertreter der artenreichen Gattung *Selaginella* die Mikrosporangien gegenüber den Makrosporangien zurücktreten. Für mehrere Arten,

so z. B. für *S. rugulosa Cesati, S. longiaristata Hieron., S. intermedia (Bl.) Spring* findet sich in der Literatur die Angabe (vgl. Hieronymus 1900 und 1911, S. 13), daß Mikrosporangien ganz zu fehlen scheinen oder doch selten vorhanden sind und dann meist nicht zur Reife gekommene, auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen gebliebene und verkümmerte Mikrosporen enthalten. Die Vermutung von Hieronymus, daß bei diesen und anderen Formen

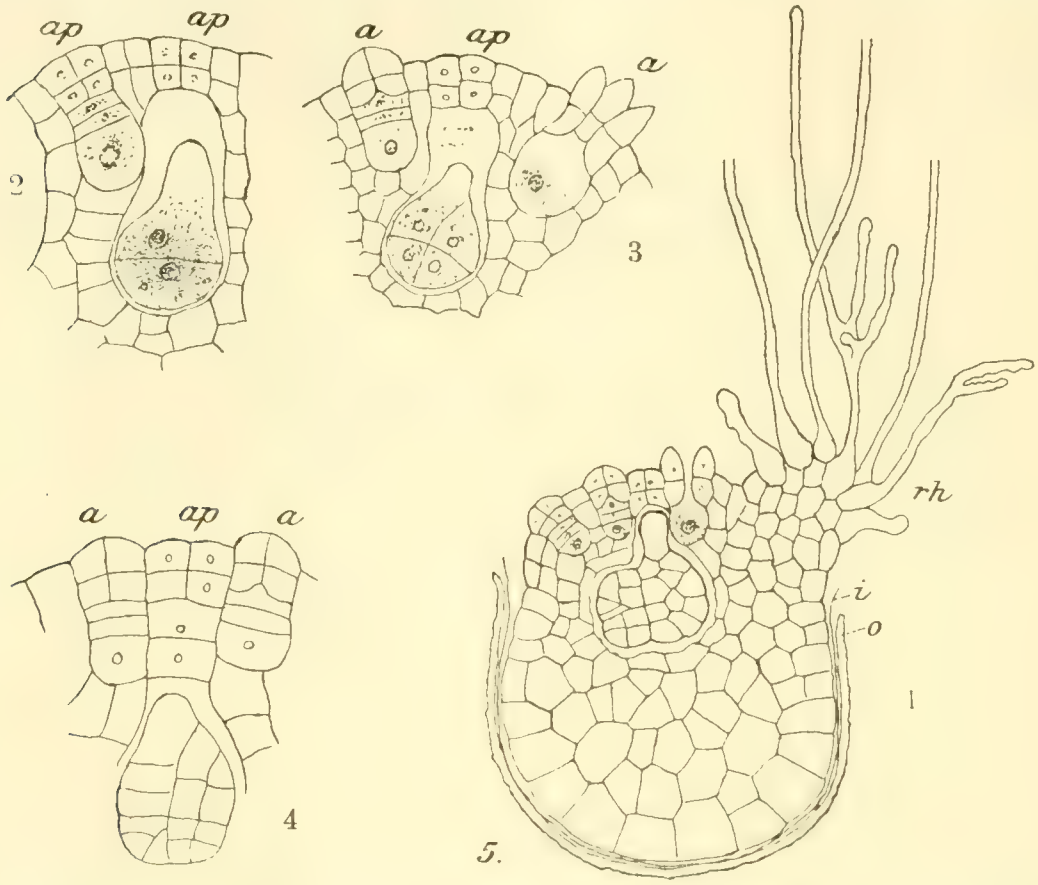



Fig. 76. Prothallium- und ovoapogame Embryobildung bei *Selaginella rubricaulis*. *1* Prothallium mit jüngeren Entwicklungsstadien von Archegonien und einem größeren Embryo in einem geschlossenen Archegonium, im Längsschnitt. *rh* Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale, Vergr. 135/1. 2—4 Längsschnitte durch den Scheitel von Prothallien mit verschiedenen Entwicklungsstadien ovoapogam entstehender Embryonen. *a* Archegonien, welche nach dem Öffnen zugrunde gehen, *ap* Archegonien mit geschlossener, in der Entwicklung gehemmter Halspartie und apogamer Keimanlage. Vergr. 310/1. Aus Bruchmann (1912, Fig. 5, S. 186, Fig. 61—63, S. 217).

eine parthenogenetische Entwicklung der Eizellen stattfinden könnte, hat später durch die Untersuchungen von Bruchmann (1912) volle Bestätigung gefunden. Dieser konnte feststellen, daß auch bei solchen Arten, welche anscheinend normale Mikrosporangien und Mikrosporen neben Makrosporangien bilden, eine parthenogenetische Entwicklung der Embryonen erfolgt, „die Mikrosporen also völlig unnütz werden". So besitzt nach

Bruchmann *S. rubricaulis Al. Br.*, eine vor mehr als 50 Jahren von ihren natürlichen Standorten im tropischen Westafrika in die europäischen Gewächshäuser übernommene Art, die Fähigkeit, Keimpflänzchen auf ungeschlechtlichem Wege zu erzeugen. Er konnte auch durch mikroskopische Untersuchungen nachweisen, daß dieselben, ähnlich wie bei *Marsilia*, aus den Eiern ungeöffneter Archegonien hervorgehen. Die sich öffnenden Archegonien dagegen gehen zugrunde. Ihre Befruchtung war weder durch Spermatozoiden derselben noch anderer Arten zu erzielen. Die Chromosomenzahl der Kerne ist nicht studiert worden, doch ist Bruchmann geneigt, für diesen wie für andere Fälle der ungeschlechtlichen Keimbildung bei *Selaginellaceae* ähnliche Verhältnisse anzunehmen, wie sie von Strasburger für *Marsilia* nachgewiesen worden sind, bei der die ungeschlechtliche Keimbildung ja ebenfalls und ausschließlich von Eizellen ungeöffneter Archegonien ausgeht.

So wird also wahrscheinlich auch bei *Selaginella* während der Sporenbildung die Reduktionsteilung ausbleiben, die Sporenentwicklung mit diploider Chromosomenzahl der Kerne vor sich gehen und damit der Unterschied in der Chromosomenzahl zwischen Gametophyt und Sporophyt aufgehoben sein. Diese Voraussetzung würde es verständlich machen, daß solche Archegonien, welche sich wie diejenigen haploider Prothallien öffnen, auch dann nicht befruchtet werden, wenn Spermatozoiden vorhanden sind. Offenbar geht in diesem wie in allen anderen bis jetzt festgestellten Fällen den diploiden Eiern die Eignung zur Kopulation ab. Nach den bei *Selaginella rubricaulis* und *M. Drummondii* gemachten Feststellungen dürfte die Entstehung des Embryos aus einer Eizelle hinter geschlossenem Archegoniumhals als wichtiges und untrügliches Merkmal für eine parthenogenetische Keimbildung bei Pteridophyten gelten. Sie wird, wie Bruchmann annimmt, noch bei einer größeren Anzahl von Arten dieser Gattung nachgewiesen werden können.

Für die auf alpinen und subalpinen Wiesen von Lappland bis zu den Pyrenäen und Alpen verbreitete und häufige *Selaginella spinulosa* hatte Bruchmann schon 1897 das Vorkommen von Embryonen in geschlossenen Archegonien festgestellt und damals angenommen, daß sich nach einem Befruchtungsvorgang die Halszellen wieder schließen würden. Die auf Grund der Ergebnisse an *S. rubricaulis* unternommene Nachprüfung ließ Bilder gewinnen, welche mit Gewißheit ebenfalls für parthenogenetische Keimbildung sprechen. Weiter macht Bruchmann apogame Keimbildung auch für *S. rupestris* wahrscheinlich, für welche Hieronymus (1900, S. 660), ebenso wie für *S. brasiliensis* das konstante Fehlen der

Mikrosporangien und Entwicklung einer großen Anzahl von Makrosporangien mit ein bis zwei Makrosporen von ungewöhnlicher Größe festgestellt hatte.

Die Vermutung Bruchmanns, daß diploid-parthenogenetische Keimbildung bei *Selaginella* weit verbreitet sein dürfte, wird auch gestützt durch neuere Befunde von Hieronymus (1913) und Goebel (1915, S. 324). Letzterer hat aus Rio Exemplare der *S. brasiliensis* nahestehenden *S. anocardia A. Br.* lebend nach Hause gebracht, deren Blüten ebenfalls fast nur Makrosporangien hervorbringen. Die bei der Aussaat isoliert entstandener Makrosporen gewonnenen Prothallien erzeugten ebenfalls reichlich Embryonen. Da diese Embryobildung auch an solchen Prothallien erfolgte, die innerhalb der Makrosporangien geblieben waren, so ist hier Embryobildung ohne Befruchtung sicher erwiesen. Auch Goebel nimmt an, daß bei *Selaginella*, analog zu den anderen Fällen erblicher Apogamie, bei der Makrosporenbildung die Reduktion der Chromosomenzahl unterbleibt, die Eizelle also diploid ist. Es wäre, wie er bemerkt, interessant, festzustellen, ob bei den bis jetzt untersuchten *Selaginella*-Arten auch die Entwicklung der Mikrosporen mit diploider Chromosomenzahl stattfindet und ob die aus ihren Antheridien hervorgehenden Spermatozoiden die Eizellen einer anderen Art mit haploider Chromosomenzahl zu befruchten imstande wären. In bezug auf die Beziehungen zwischen den in der Mikro- und Makrosporenentwicklung eingetretenen Anomalien verweist Goebel darauf, daß das Fehlen, bzw. die Seltenheit der Mikrosporangien bei diesen Arten durch die apogame Embryoentwicklung ermöglicht werde, daß aber nicht etwa die „Nutzlosigkeit" der Mikrosporangien ihr Verkümmern bedinge.

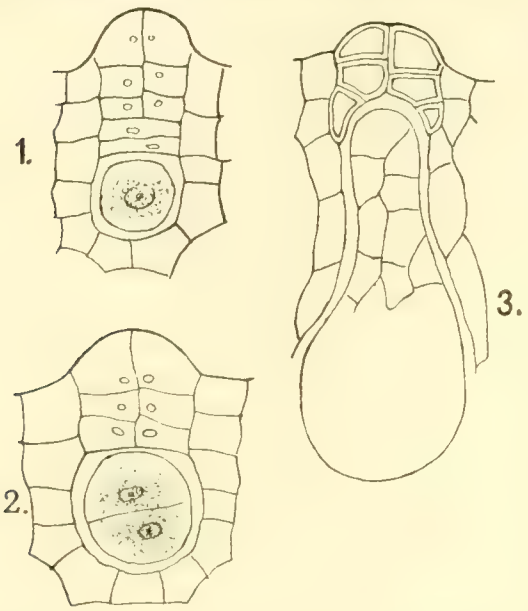



Fig. 77. Ovoapogame Keimanlagen verschiedenen Alters von *Selaginella spinulosa*. *1* Geschlossenes Archegonium, Eizelle vor der Entwicklungserregung, *2*. Archegonium mit zweizelligem Embryo und mit ursprünglichem, völlig ungestörtem Gefüge der Halswandzellen. *3*. vielzelliger Embryo; Embryoträger die untersten Zellen des Archegoniumhalses auseinandertreibend, die Zellen der beiden oberen Schichten dagegen noch völlig zusammenschließend. Vergr. 310/1. Aus Bruchmann (1912, S. 221, Fig. 65—67).

Die Hypothese vom hybriden Ursprung apogamer Formen würde auch hier für apogame Entwicklung der Makrosporen

und Ausbleiben der Mikrosporenbildung die gleiche Ursache annehmen. Sie läßt vermuten, daß nicht nur die Makrosporen, sondern auch die Mikrosporen sämtlich oder doch, wie bei *M. Drummondii*, teilweise ohne Chromosomenreduktion gebildet werden. Es werden also auch diploide Spermatozoiden entstehen, die, soweit in Analogie mit *M. Drummondii* und den ovoapogamen homosporen *Filices* geschlossen werden kann, nicht zur Vornahme einer Befruchtung fähig sein dürften.

Die meisten Selaginella-Arten haben verhältnismäßig kleine Verbreitungsgebiete; in allen Erdteilen finden sich zahlreiche endemische Formen vor. Hieronymus (1900, S. 668) hat zuerst die geringe Verbreitung der meisten Arten aus dem Vorhandensein der Heterosporie zu erklären versucht und später die Vermutung ausgesprochen, daß eine Anzahl weiter verbreiteter Formen nach den bereits genannten Störungen in der Ausbildung der Mikrosporangien oder Mikrosporen zu schließen, eine parthenogenetische (d. h. wohl apogame) Entwicklung der Eizelle aufweisen. Das ist mit der Annahme eines hybriden Ursprunges der apogamen Formen sehr wohl vereinbar. Es ist aber wahrscheinlich, daß aus der gegenwärtigen Verbreitung der apogamen Selaginellen und ihrer nächst verwandten geschlechtlichen Formen die Möglichkeit oder Unmöglichkeit der Bastardierung in der Aszendenz nicht mehr erschlossen werden kann. Die Entstehung einzelner apogamer Bastarde kann schon sehr weit zurückliegen. Seither können Eltern und Bastard, oder vielleicht auch dieser allein, mannigfache Verschiebungen und Anderungen in ihren Verbreitungsarealen erfahren haben. Daß eine solche Ausbreitung einer lokal entstandenen Form durchaus möglich ist, geht u. a. auch aus einer Bemerkung von Hieronymus (1913), des zurzeit hervorragendsten Kenners der *Selaginellaceae*, hervor. Er gibt an, daß von den *Selaginella*-Arten Papuasiens einige vermutlich parthenogenetische (d. h. apogame) Arten im Gegensatz zu der großen Mehrzahl der anderen besonders weit verbreitet seien. Eine dieser Arten, *S. d'Urvillei*, ist z. B. außer auf Neu-Guinea auch auf Neu-Mecklenburg, Neu-Pommern, den Salomonsinseln, Neu-Hebriden und Fidschiinseln heimisch und findet sich noch auf vielen Koralleninseln vor. Er ist der Ansicht, daß diese, den Urwäldern der Ebene und der Küste angehörende Art auf abgerissenen, schwimmenden Inseln durch die Flüsse nach dem Meere geführt und dann durch Meeresströmungen an anderen Inseln gelandet worden sein könnte. Er meint zwar, „daß die Pflanze selbst ein längeres Verweilen im salzigen Wasser nicht aushalte, wohl aber, daß dieses den nicht selten mit verkieseltem Exosporium versehenen Makrosporen nichts schade. Auch

ein Transport der Makrosporen im Gefieder von Vögeln oder im Kropfe kleiner, körnerfressender Vögel könnte in gleicher Weise bei der Erklärung der weiten Verbreitung mancher dieser Selaginellen in Frage kommen".

### D. Angiospermen.

Die Zahl der in den letzten 15 Jahren nach und nach festgestellten Beispiele apogamer Angiospermen, von denen die wichtigsten schon S. 6 genannt wurden, ist bereits recht groß geworden. Auch bei den Angiospermen kommt Apogamie recht häufig in polymorphen Verwandtschaftskreisen vor, von welchen wir meistens viel besser als bei den Kryptogamen wissen, daß sie zahlreiche natürliche Bastarde aufweisen und experimentell besonders leicht Artbastarde ergeben. Vor allem gehören hierher die Gattungen *Alchemilla*, *Hieracium*, *Taraxacum*, ferner sind entschieden polymorph *Wikstroemia indica*, *Elatostema sessile*, nach neuesten Studien auch *Antennaria alpina*. Für die Verwandtschaft einiger anderer Fälle von Apogamie, wie z. B. *Thalictrum purpurascens*, stehen Angaben über Polymorphismus noch aus. Auch für *Burmannia coelestis*, die apogamen Vertreter saprophytischer *Gentianaceen* und parasitischer *Balanophoraceen* liegen spezielle Angaben über Polymorphismus nicht vor. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß er, namentlich bei den letzteren, nicht doch vorhanden sein kann.

Ich begnüge mich an dieser Stelle mit der eingehenden Darlegung der Verhältnisse in denjenigen Gruppen apogamer Angiospermen, die mir für die experimentelle Feststellung von Bastardierung als Ursache der Apogamie und verwandter Erscheinungen besonders günstig zu sein scheinen; dies sind die Gattungen *Antennaria*, *Alchemilla*, *Hieracium* und *Taraxacum*.

#### 1. Die Fortpflanzungsverhältnisse von Antennaria.

*Antennaria alpina*, diejenige Art, deren Apogamie am eingehendsten studiert worden ist, gehört zu den diözischen Vertretern der Antennarien. Bis 1842 war sie nur in der weiblichen Form bekannt und da auch später nur vereinzelte Individuen männlichen Geschlechts gefunden worden sind, die weiblichen Stöcke aber dessen ungeachtet regelmäßig reife Samen erzeugen, galt die Art schon lange als parthenogenesisverdächtig. Kerner erbrachte 1876 den experimentellen Beweis dafür, daß *A. alpina* befähigt ist, unter Umständen, die eine Bestäubung sicher ausschließen, keimfähige Samen zu reifen. Über eine eingehende, entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchung der Pflanze ist aber erst 1900 von H. O. Juel berichtet worden. Es war zu erwarten, daß ihre Embryobildung in irgendeiner unregelmäßigen Weise vor sich gehe und es ist das große Ver-

dienst Juels, mit dieser Untersuchung nicht nur den ersten unzweifelhaften Fall von Parthenogenesis bei Samenpflanzen nachgewiesen, sondern in allen wichtigen Punkten auch richtig gedeutet zu haben. Seither ist von verschiedenen Seiten (Lit. bei Winkler, 1908, S. 370) auch für einige nordamerikanische *Antennaria*-Arten, wie *A. fallax* und *neodioica*, Apogamie nachgewiesen, für andere, wie *A. canadensis* und *Parlinii*, wahrscheinlich gemacht worden. Über diese anderen *Antennaria*-Arten stehen genauere Untersuchungen zwar noch aus; immerhin ist sicher, daß innerhalb der Gattung *Antennaria* Apogamie nicht nur im Formenkreis der *A. alpina*[1]) zur Ausbildung gekommen ist und ferner, daß andere Arten der Gattung normal amphimiktisch geblieben sind.

Einer der großen Vorzüge der Juelschen Arbeit besteht darin, daß die Untersuchung der ohne Befruchtung samenbildenden *Antennaria alpina* unter stetem Vergleich mit einer weiteren Art durchgeführt worden ist, bei welcher typische Verhältnisse zu erwarten waren. Dadurch wurde die Möglichkeit geschaffen, zwischen solchen Vorgängen zu unterscheiden, die für die Gattung charakteristisch und solchen, die von der ausbleibenden Befruchtung abhängig sind. Die Paralleluntersuchung hat nun ergeben, daß wirklich bei der gewählten *A. dioica* der Embryobildung eine Befruchtung vorausgeht, während bei *A. alpina* die unbefruchtete Eizelle den Embryo liefert.

Makrosporenbildung und -Entwicklung verlaufen bei *A. dioica* durchaus nach dem normalen Schema der Angiospermen. Die Embryosackmutterzelle wird durch eine Tetradenteilung in vier Tochterzellen zerlegt, von denen die basale unter Verdrängung der drei anderen zum Embryosack (Makrospore) wird. Mit der Tetradenteilung von *A. dioica* ist eine typische Reduktionsteilung verbunden. Der Kern der Makrospore und ebenso die Kerne des in dieser entstehenden Gametophyten haben die haploide Chromosomenzahl (12—14), während der Sporophyt durch die bei der Befruchtung erfolgende Kernverschmelzung (Eikern mit haploider Chromosomenzahl + Spermakern mit haploider Chromosomenzahl) wieder die diploide Chromosomenzahl (24—28) erhält.

[1]) *Antennaria alpina (L.) Gärtn.* ist eine arktisch alpine, circumpolare Spezies. Porsild (1915) hat neuerdings verschiedene auf Grönland vorkommende und bis jetzt zu *A. alpina* gerechnete Formen unter ihren natürlichen Standortsbedingungen und in Kultur studiert und gefunden, daß sie alle erblich konstant sind und daß auch diese Art, ähnlich den apogamen Formen der Gattungen *Alchemilla*, *Taraxacum* und *Hieracium* als polymorph betrachtet werden muß. Er trennt dabei von der eigentlichen *A. alpina (L.) Gärtn.* drei selbständige Arten ab und unterscheidet *A. alpina (L.) Gärtn.*, *A. glabrata (J. Vahl)* n. sp., *A. groenlandica* n. nom. *(A. dioica var. hyperborea Lange)*, *A. intermedia (Rosenv.)* n. sp. Alle vier Spezies sind nach Porsild weiblich und apogam: „no male specimen of any *Antennaria* has yet been found in Greenland".

Die Entwicklungsvorgänge von *A. alpina* unterscheiden sich von denjenigen der *A. dioica* zunächst durch den abweichenden Verlauf der Embryosackbildung. In ihren Samenanlagen unterbleibt die Vierteilung der Mutterzelle, so daß diese direkt zum Embryosack wird. Während aber bei anderen Angiospermen, die wie *Lilium*, *Tulipa* usw. einen gleichen Ausfall der Tetradenteilung zeigen, die sonst mit der Tetradenteilung verbundene Reduktion in den beiden ersten Kernteilungen im Embryosack durchgeführt wird, fehlt sie nach Juels Feststellung bei *A. alpina* vollständig. Die Ausbildung des weiblichen Gametophyten und damit auch der Eizelle findet mit der Chromosomenzahl des Sporophyten statt. Da bei *A. dioica* die den Kernen der ungeschlechtlichen Generation zukommende Chromosomenzahl 24, 26 oder 28 beträgt, seine Zählungen bei *A. alpina* aber die Zahlen 45—50 als wahrscheinliches Resultat ergaben, so vermutet Juel, daß die Chromosomenzahl der letzteren Art doppelt so groß sein dürfte als bei *A. dioica*, also entweder 48, 52 oder 56 beträgt.

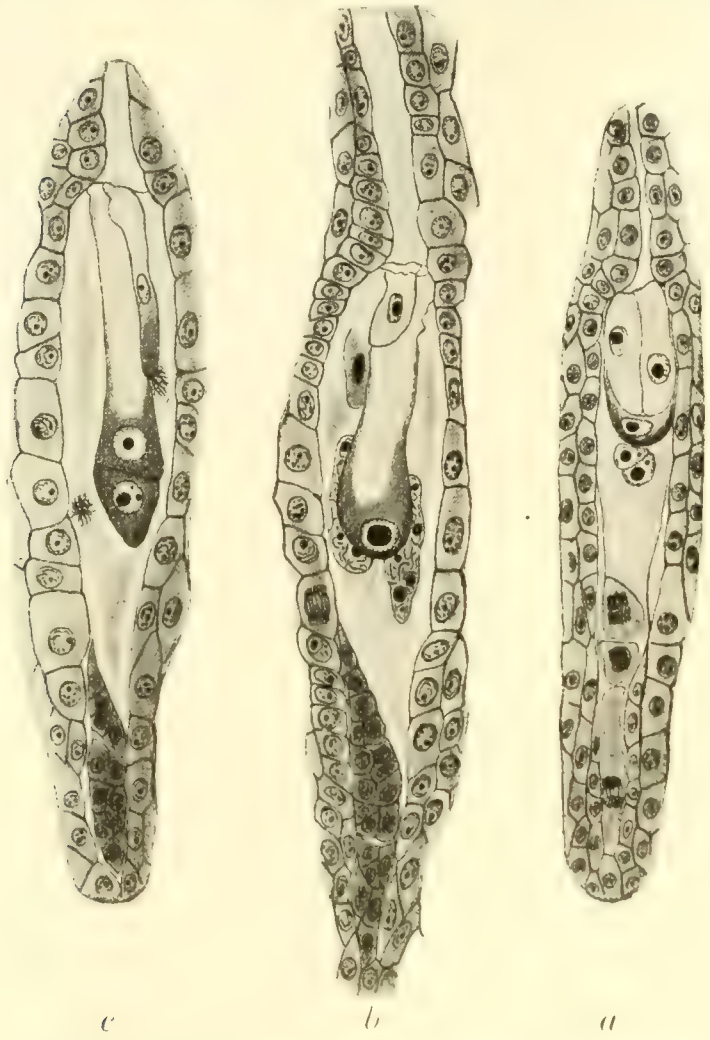



Fig. 78. Ovo-apogame Embryobildung von *Antennaria alpina*. *a* Fertig ausgebildeter Embryosack mit Eizelle und zwei Synergiden, Polkerne am Scheitel der Eizelle nebeneinander liegend; *b* Wachstum der Eizelle, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor, in der Mikropyle und neben den beiden degenerierenden Synergiden sind (im Gegensatz zu gleichaltrigen Stadien der amphimiktischen *A. dioica*) keine Spuren eines Pollenschlauches vorhanden; *c* Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. Nach Juel (1900, Fig. V), aus Winkler (1908, S. 371, Fig. 10B).

In morphologischer Hinsicht ist der Embryosackinhalt von *A. alpina* völlig normal. Die Verschmelzung der beiden Polkerne unterbleibt. Die Entwicklung des Eies zum Embryo, ebenso die Ausbildung des Endosperms findet ohne vorausgehende Bestäubung und Befruchtung statt

Die Feststellung der Chromosomenzahlen von Sporophyt und Gametophyt der *A. dioica* (Zählungen während der Entwicklung des Embryosackes, sowie in Nucellus und Integumenten der Samenanlagen) machen es zweifellos, daß bei *A. alpina* der Kern der Embryosackmutterzelle zwar gewisse Vorstadien der Reduktionsteilung durchmacht, die Pflanze aber doch ihren ganzen Entwicklungsgang mit der diploiden Chromosomenzahl durchläuft. Es liegt diejenige Modifikation der Eientwicklung vor, die nach dem später von Strasburger aufgenommenen Vorschlage von Juel als Ovo-Apogamie, von Winkler als somatische Parthenogenesis bezeichnet worden ist und für welche in dieser Studie Hybridation in der Aszendenz als Ursache nachzuweisen versucht wird.

Trotz der technischen und morphologischen Schwierigkeiten, die gerade bei seinem Untersuchungsobjekt in besonders reichem Maße hinderlich waren, unterscheidet sich die Juelsche Arbeit von vielen nachfolgenden embryologisch-cytologischen Untersuchungen durch die Genauigkeit der Beobachtungen und den sorgfältig durchgeführten Vergleich der apogamen mit der amphimiktischen Art; darauf beruht die Sicherheit in der Deutung der vom typischen Generationswechsel der höheren Pflanzen so sehr abweichenden Verhältnisse. Die Juelschen Untersuchungen sind für die cytologische Erforschung von Parthenogenesis und Apogamie bei Angiospermen grundlegend geworden. In den vergangenen 15 Jahren sind wir trotz der Häufung des Tatsachenmaterials in sehr vielen Punkten nicht oder nur unbedeutend weiter gekommen. In der den Schluß seiner Studie bildenden Zusammenstellung und Klassifikation der gesamten Fortpflanzungserscheinungen der höheren Pflanzen hat Juel auch dem von ihm festgestellten Vorgang der Ovo-Apogamie den richtigen Platz angewiesen.

Um so eigentümlicher berührt es, daß bis zur Stunde seine Ansicht über die Ursache der habituellen Apogamie von *A. alpina* meines Wissens niemals in Diskussion gezogen worden ist. So war es mir eine große Überraschung, als ich bei der Redaktion dieses Abschnittes in der Originalarbeit Juels entdeckte, daß die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges der *A. alpina* von ihm bereits erörtert worden ist. Daß dies in der Hauptsache in einem der eigentlichen, entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Arbeit vorausgeschickten Abschnitt über die Blütenformen der untersuchten Antennarien geschah, mag mit dazu beigetragen haben, daß die Juelsche Vermutung hinsichtlich der Ursache der Apogamie übersehen werden konnte.

Sie basiert auf den Ergebnissen seiner einleitend besprochenen Untersuchungen über das Vorkommen und die Ausbildung der

männlichen Blüten bei den untersuchten Antennarien. In den männlichen Blüten von *A. dioica* fand Juel kräftig entwickelte Staubblätter und normalen, funktionsfähigen Pollen. Auch die mit *A. alpina* äußerst nahe verwandte *A. monocephala (Torr. et Gr.)* DC. tritt mit männlichen und weiblichen Individuen auf. Die von ihm untersuchten Blüten dieser Art enthielten ebenfalls normalen und reichlichen Blütenstaub, so daß auch sie ohne Zweifel durch typische geschlechtliche Fortpflanzung ausgezeichnet ist. In den untersuchten männlichen Exemplaren von *A. alpina* dagegen, darunter auch in den von ihm selbst eingesammelten jungen Exemplaren mit noch nicht geöffneten Blüten, war meistens gar kein Pollen enthalten. Bei einem einzigen Exemplar aus Lappland enthielten die Pollensäcke eine geringe Menge eines gänzlich abnormalen Pollens. Viele Körner waren winzig klein und dünnwandig, andere sehr groß, noch andere bestanden offenbar aus einer ganzen Tetrade, deren einzelne Zellen nicht isoliert worden waren.

Aus der Tatsache, daß die weibliche Form von *A. alpina* allein für die Fortpflanzung sorgt, die männliche Form sehr selten auftritt und in bezug auf Fortpflanzung nicht funktionsfähig ist, sowie aus dem Umstande, daß die anderen Arten der Gattung männliche und weibliche Individuen aufweisen, schließt Juel, daß auch die Vorfahren von *A. alpina* sowohl männliche als weibliche Individuen gehabt haben müßten. Er deutet das jetzt nur noch gelegentliche Auftreten männlicher Stöcke von *A. alpina* als einen Fall von Atavismus. Der männliche Typus der Art ist nach seiner Ansicht ausgestorben, „weil die Art sich auf parthenogenetische Fortpflanzung verlegt hat, aber zuweilen tritt ein Rückschlag ein und ein männliches Individuum wird wieder erzeugt".

Juel weist weiter darauf hin, daß durch obige Annahme die Sterilität der Staubblätter in den männlichen Blüten von *A. alpina* kaum eine genügende Erklärung finde. Dagegen würde sich dieser Umstand erklären, wenn *A. alpina* als eine Hybride betrachtet werden dürfte. Er erinnert daran, daß auch hybride Pflanzen sehr häufig keinen Pollen oder Körner von ebenso verschiedener Größe und Aussehen erzeugen, wie er ihn bei *A. alpina* aufgefunden hatte. So kommt er dazu, sich auch die weitere Frage vorzulegen, ob es zwei Arten der Gattung *Antennaria* gebe, „zwischen welchen *A. alpina* eine intermediäre Stellung einnimmt, und welche ein solches Auftreten zeigen, daß eine Kreuzung zwischen ihnen möglich erscheinen kann". Seine Nachprüfung einzelner morphologischer Merkmale, der horizontalen und vertikalen Verbreitung, sowie der Blütezeit der im Verbreitungsgebiete der *A. alpina* vorkommenden weiteren *Antennaria*-Arten, insbesondere von *A. dioica (L.)*

*Gärtn., A. carpathica (Wg.) Bl. u. Fing.* und *A. monocephala (Torr. et Gr.) DC.*, führte zum Schlusse, daß die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges bei *A. alpina* gar nicht ausgeschlossen sei und diese Annahme vielleicht dazu beitragen könnte, die abweichenden Fortpflanzungsverhältnisse dieser Art zu erklären.

Auch an anderer Stelle seiner Studie (l. c. S. 46) ist Juel nochmals auf den hybriden Ursprung von *A. alpina* zu sprechen gekommen. Er nimmt an, daß sie ihre Entstehung vermutlich einer Kreuzung von *A. dioica* und einer anderen Art, vielleicht *A. carpathica* oder *monocephala* verdanke und schreibt: „Wenn dies der Fall ist, so müssen die ersten Exemplare von *Antennaria alpina* als durch Hybridisation entstandene Embryonen in typischen, mit reduzierter Chromosomenzahl versehenen Embryosäcken eines der Eltern geboren sein. Der erste Fortpflanzungsakt dieser hybriden Exemplare sollte in Sporenbildung bestehen, und hier dürfte die abweichende Fortpflanzungsweise der Art zum erstenmal aufgetreten sein. Im Pollensack fand keine oder nur abnorme Pollenbildung statt, aber der Nucellus wurde fertil, indem eine Zelle im Archespor, die Embryosackmutterzelle, sich zum Gametophyten entwickelte".

Die Ausführungen Juels über die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges der *A. alpina* und die nach seiner Ansicht als Eltern ev. in Frage kommenden fertilen Arten geben eine erste Reihe von Anhaltspunkten, in welcher Weise unter Anwendung der durch die exakte Erblichkeitslehre gegebenen Methoden eine experimentelle Erzeugung der apogamen Formen auch in diesem Verwandtschaftskreis in die Wege geleitet werden kann.

Eine wichtige Vorfrage wird vorher noch zu lösen sein. Die aus den Untersuchungsergebnissen an *Chara crinita* gewonnene Fragestellung ist auch für *Antennaria alpina* ins Auge zu fassen und es ist also zu prüfen, ob nicht innerhalb des als *A. alpina* zusammengefaßten Formenkreises, ähnlich wie bei *Ch. crinita*, noch eine normalgeschlechtliche Form mit einfacher Chromosomenzahl neben den apogamen Formen mit verdoppelter Chromosomenzahl existiert. Da die apogamen Antennarien bei Annahme von Kreuzung als Ursache ihrer Entstehung mehr oder weniger weitgehend metrokline Bastarde sein könnten, wird die Feststellung einer einfach chromosomigen und normalgeschlechtlichen Stammform der *A. alpina* innerhalb ihrer jetzigen Populationen keine ganz einfache Sache sein. Wie dem nun auch sein wird, bei den Versuchen zur Lösung der von Juel angeregten und nunmehr erweiterten Frage nach dem Ursprunge der apogamen Antennarien werden den eigentlichen Bastardierungsversuchen eine ganze Anzahl von eingehenden und zeitraubenden Vorversuchen vorauszugehen haben.

Vor allem wird es sich darum handeln, für die Kreuzungsversuche ein in seinen erblichen Eigenschaften und hinsichtlich der Fortpflanzungsverhältnisse einheitliches und konstantes Ausgangsmaterial der in Frage kommenden Arten heranzuziehen. Dies ist in Anbetracht der schon von Juel festgestellten Ausbildungs- und Verteilungsverhältnisse der Blüten bei den einzelnen *Antennaria*-Arten keine leichte Aufgabe. Die Arten der Gattung *Antennaria* sind zweihäusig. Neben rein männlichen und rein weiblichen Blüten hat aber Juel bei *A. dioica* auch abweichende Blütenformen beobachtet, welche typisch männliche mit rein weiblichen durch Übergänge über die Zwitterblüten miteinander verbinden. Die typischen Exemplare von *A. dioica* sind streng diözisch. Die abweichenden Blüten dagegen können in Köpfchen auch gemischt auftreten, wodurch die betreffenden Stöcke andromonözisch oder gynomonözisch werden.

Sehr wahrscheinlich sind auch bei den anderen für diese Bastardierung in Frage kommenden Arten ähnliche Anomalien der Geschlechtsverteilung vorhanden. Ein Grund mehr, den eigentlichen Bastardierungsversuchen eine sorgfältige Untersuchung der zur Verwendung kommenden Stöcke vorausgehen zu lassen, ihre Konstanz in der Erzeugung bestimmter Blütenformen und im besonderen die Vererbungsverhältnisse rein weiblicher und gemischt geschlechtlicher Stöcke bei Bestäubung mit dem Pollen rein männlicher Stöcke festzustellen.

Auch bei *Gnaphalium*, das bei naher Verwandtschaft mit *Antennaria* nach Juel doch einen älteren und weniger differenzierten Typus darstellt, ist in den Blüten die Trennung der Geschlechter nur unvollständig, in den Köpfchen gar nicht durchgeführt. Die Gattung ist durchaus gynomonözisch, wobei die weiblichen Blüten, wie bei den meisten gynomonözischen Kompositen die Peripherie, die zwitterigen die Mitte des Köpfchens einnehmen. Es kommen also voraussichtlich bei den anzustellenden Kreuzungen *Gnaphalium*-Arten nur als Pollenlieferanten in Frage; Kastrierung ihrer Blüten ist bei der Kleinheit der Köpfchen wohl ausgeschlossen.

Gleichzeitig mit den Vorbereitungen zur künstlichen Erzeugung der apogamen *Antennaria alpina* wären weitere Versuche in Angriff zu nehmen, um die Erblichkeitsverhältnisse einzelner im Freien eingesammelter Stöcke der apogamen Form und die Art ihrer Nachkommenschaft festzustellen. Das gelegentliche Vorkommen männlicher Exemplare von *A. alpina* ist von Juel mit dem spontanen Auftreten von Rückschlägen in Verbindung gebracht worden. So wird also zu untersuchen sein, ob und in welchem Prozentsatz bei Aussaat von Samen, die ohne jede Bestäubungsmöglichkeit entstanden sind, männliche Pflanzen

gebildet werden. Ein positives Ergebnis solcher Versuche wäre mit der Annahme hybriden Ursprunges der apogamen Form einer ursprünglich diözischen Pflanze nicht ohne weiteres in Einklang zu bringen. Die Möglichkeit gelegentlicher Entstehung männlicher Pflanzen als Rückschlag wird dagegen durch diese Hypothese nicht ausgeschlossen. Von vornherein scheinen indessen doch die folgenden beiden Annahmen größere Wahrscheinlichkeit zu haben:

a) Die stellenweise noch vorhandenen männlichen Pflanzen sind auf vegetativem Wege erhalten gebliebene Nachkommen der männlichen Exemplare der $F_1$-Bastard-Generation,

b) Innerhalb gemischter Populationen befruchtungsfähiger und apogamer Individuen von *A. alpina* und der anderen an der Bastardbildung beteiligten Arten findet der zur Apogamie führende Bastardierungsvorgang stets von neuem an einzelnen Individuen statt und in der entstehenden $F_1$-Nachkommenschaft sind immer wieder einzelne männliche Individuen des metroklinen Bastardes vorhanden.

## 2. Apogamie und Bastardierung bei Alchemilla.

Eine ungewöhnliche Rolle spielt die Apogamie in der Gattung *Alchemilla*. R. Buser hat gezeigt, daß mehrere von Linné aufgestellte *Alchemilla*-Arten (z. B. *A. vulgaris* und *alpina*) Kollektiv-Spezies sind und je aus einer Reihe selbständiger Formen bestehen, welche sich voneinander durch ganze Komplexe manchmal zwar wenig hervortretender, aber konstanter und erblicher Merkmale unterscheiden. Buser (Lit. vgl. Murbeck, 1901, S. 36 und Strasburger, 1905, S. 89) hat auch festgestellt, daß diese Formen unter sich, obschon einzelne in der Natur sehr häufig untermischt vorkommen, keine Hybriden erzeugen. Durch die Untersuchungen Murbecks (1901) und Strasburgers (1905) hat die bemerkenswerte Konstanz dieser Alchemillen eine unerwartete, aber einleuchtende Erklärung gefunden: die meisten derselben sind obligat apogam.

Die Murbecksche Studie ist, wie diejenige Juels an *Antennaria*, das Resultat von Untersuchungen, die sich über mehr als ein halbes Jahrzehnt erstreckten. Murbeck konnte zeigen, daß sämtliche der von ihm untersuchten Alchemillen aus der Sektion *Eualchemilla Boiss.*, *A. alpina L.* aus der Gruppe *Alpinae*, *A. pubescens Lam.*, *A. sericata Reichb.* aus der Gruppe *Pubescentes*, *A. pastoralis Bus.*, *A. subcrenata Bus.*, *A. acutangula Bus.*, *A. minor Huds.* und *A. alpestris Schmidt* aus der Gruppe der *Vulgares* und *A. speciosa* aus der Gruppe der *Calycinae* apogam sind. Dagegen erwies sich

die zur Sektion *Aphanes* gehörende und zum Vergleich herangezogene *A. arvensis* als normal befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig.

Die von Murbeck festgestellten Entwicklungsvorgänge der Alchemillen zeigen, mehr als es bei *Antennaria alpina* der Fall ist, eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten und Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten der Angiospermen. Nur diejenigen seien hier angeführt, welche für unsere Fragestellung in Betracht zu kommen scheinen.

Was zunächst die Ausbildung des Pollens der Alchemillen anbetrifft, so ergab die Untersuchung von Pflanzen einer Menge von Standorten im südlichen Schweden, der Kulturexemplare im botanischen Garten zu Lund, wie auch von Herbarmaterial aus verschiedenen Teilen Europas, daß gewisse Arten, wie *A. alpina L.*, *A. sericata Reichb.*, *A. pubescens Lam.* und *A. vestita (Bus.) Murb.* nie ein einziges, befruchtungsfähiges Pollenkorn entwickeln. Das Innere ihrer Antheren ist stets mit einer schwärzlichen, aus desorganisierten Pollenzellen und Pollenmutterzellen bestehenden Masse erfüllt. Bei anderen Arten, z. B. *A. acutangula Bus.*, *A. subcrenata Bus.*, und *A. alpestris Schmidt* fanden sich wenigstens in einzelnen Antheren in die Masse desorganisierter Pollenzellen vereinzelte größere, plasmagefüllte Pollenkörner eingemengt. Sie waren aber ebenfalls nicht entwicklungsfähig.

Bei der zur Untergattung *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* dagegen gelangt der Pollen zur vollen Entwicklung. Gekeimte Pollenkörner wurden von Murbeck in geeigneten Entwicklungsstadien auf der Narbe jeder Schnittserie gefunden, sowie der Verlauf der Pollenschläuche durch den Griffel, die Plazenta und die Gewebe der Samenanlage bis zum Embryosack verfolgt.

In den Samenanlagen der normal sexuellen wie der ovoapogamen Alchemillen wies Murbeck ein vielzelliges Archespor nach, von dessen Zellen mehrere zu embryosackbildenden Mutterzellen werden. Der Embryosack selbst nimmt bei den befruchtungsbedürftigen Arten und im Gegensatz zu *Antennaria alpina* auch bei den apogamen Alchemillen seinen Ursprung nicht direkt aus der Embryosackmutterzelle, sondern aus einer durch Tetradenteilung entstandenen Enkelzelle derselben. Bei den apogamen Alchemillen ist dagegen die Tetradenteilung nicht von einer Reduktion der Chromosomenzahl begleitet. Ebensowenig war eine solche bei den nachfolgenden Kernteilungen im Embryosacke festzustellen. Trotzdem völlig befriedigende Zählungen der Chromosomen nicht durchgeführt werden konnten, ist Murbeck doch der Ansicht, daß auch die apogamen Alchemillen ihren ganzen Entwicklungszyklus mit unveränderter Chromosomenzahl durchlaufen. Von den

mannigfaltigen Ergebnissen der Murbeckschen Untersuchung hinsichtlich der übrigen Gestaltungs- und Entwicklungsvorgänge im Ovulum sei nur noch erwähnt, daß bei *A. alpina* die Embryobildung sehr häufig schon eintritt, während die Blüte sich noch im Knospenstadium befindet, zu einem Zeitpunkt also, wo jede Möglichkeit der Befruchtung völlig ausgeschlossen ist. Damit in Zusammenhang steht vielleicht auch die Tatsache, daß die apogame Embryobildung bei den Alchemillen auffallend oft von Anomalien begleitet ist, welche von einer weniger streng durchgeführten Spezialisierung hinsichtlich der Zellen beziehungsweise der Kerne des weiblichen Gametophyten zeugen. Polkerne sind in den meisten Fällen noch als solche vorhanden, nachdem die Embryobildung bereits begonnen hat. Doch verschmelzen sie schließlich bei den meisten Arten noch zum Zentralkern, welcher später durch Zweiteilung die Endospermbildung einleitet. Diese selbst steht mit der Embryobildung nur in sehr lockerem Zusammenhange. In zahlreichen Fällen wurde das Vorkommen überzähliger Polkerne festgestellt, und deren Entstehung durch Umbildung von Synergiden- und Antipodenkernen zu Polkernen erkannt. Auch Polyembryonie ist bei *Alchemilla* nicht gerade selten. In der Regel gehen die überzähligen Embryonen aus einer oder beiden Synergiden hervor (vgl. Fig. 79). Von besonderem Interesse ist aber die von Murbeck (1902) ausführlich geschilderte Embryobildung aus Zellen, die außerhalb des sporogenen Gewebes gelegen sind. Auffallend ist, daß solche Fälle von Aposporie bei den untersuchten Alchemillen verhältnismäßig selten zu sein scheinen, während bei anderen Phanerogamen, z. B. bei den Hieracien, Aposporie die ovoapogame Fortpflanzung zum großen Teil ersetzt hat (vgl. Kap. 12).

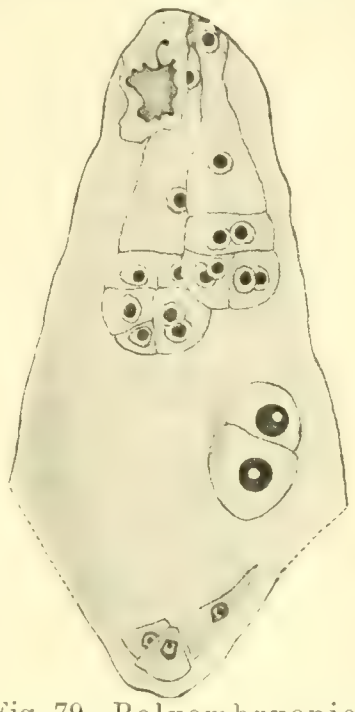


Fig. 79. Polyembryonie im Embryosack von *Alchemilla sericata*. Von den beiden Embryonen des Embryosackes ist der eine ovoapogam aus der Eizelle, der andere apogam aus einer Synergide hervorgegangen. Die andere Synergide, sowie die drei Antipodenzellen in Degeneration. Die Verschmelzung der beiden Polkerne und damit die Einleitung der Endospermbildung hat noch nicht eingesetzt. Nach Murbeck, aus Winkler (1913, S. 266, Fig. 1).

In völlig einwandfreier und überzeugender Weise hat Murbeck also den Nachweis erbracht, daß die Eizellen der Eualchemillen ohne Befruchtung Embryonen bilden und der Entstehung der Eier keine Reduktionsteilung vorausgeht. Die Kernverhältnisse und die Beziehung der Chromosomenzahlen zum Generationswechsel einer-

seits, zur apogamen Fortpflanzung anderseits sind dagegen in seiner Arbeit nicht sehr eingehend berücksichtigt worden. In letzterer Hinsicht hatte er z. B. die unhaltbare Vermutung ausgesprochen, daß ein Ausbleiben der Reduktionsteilung nicht nur bei den ovoapogamen Formen, sondern auch bei der nichtparthenogenetischen *A. arvensis* möglich wäre. Diese Lücken hat Strasburger (1905) unter Benützung der reichen Buserschen Alchemillensammlung auszufüllen versucht. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht hat seine Untersuchung von ca. 40 verschiedenen Arten der Gattung in allen Hauptpunkten eine Bestätigung der Murbeckschen Angaben gebracht. Auch von dieser Untersuchung seien nur diejenigen Ergebnisse herausgegriffen, welche in irgendeiner Weise mit unserer Fragestellung in Beziehung stehen.

Die große Mehrzahl der von Strasburger cytologisch untersuchten Eualchemillen besaß übereinstimmend minderwertigen Pollen, wobei allerdings der Grad seiner Verbildung abgestuft war. Er stellte fest, daß hinsichtlich der Pollenbildung nicht nur die verschiedenen Arten, sondern auch verschiedene Stöcke derselben Art, die Antheren verschiedener Blüten desselben Stockes oder sogar die Antheren derselben Blüte in ihrem Verhalten recht weit voneinander abweichen können. Immerhin zeigte sich auch der anscheinend beste Pollen stets funktionsunfähig.

Der primäre Kern der Pollen- und Embryosackmutterzellen der Eualchemillen weist bei den Vorbereitungen zur Teilung 32 Doppelchromosomen auf. Die Entwicklung des Pollens und des Embryosackes findet dennoch ohne Reduktionsteilung statt. Die Chromosomenzahl der Geschlechtsgeneration ist wie diejenige der ungeschlechtlichen Generation 64. Die Keimbildung erfolgt aus der diploiden Eizelle durch oogame Apogamie.

Ausnahmen von diesem Verhalten machen von den untersuchten 40 Arten der *Eualchemillae* nur die *A. pentaphylla* umfassende Sektion der *Pentaphyllae,* sowie einige Arten der Sektion *Alpinae,* im besonderen die hochalpinen *A. glacialis* und *gelida.* Sie weisen bei den Vorbereitungen zur Pollenbildung ebenfalls 32 Doppelchromosomen auf, erfahren eine normale Reduktionsteilung und bilden gut entwickelten Pollen. Der Embryosackentwicklung geht ebenfalls eine richtige Reduktionsteilung voraus, die ganze Entwicklung findet also mit normalem Wechsel zwischen Sporenbildung mit Reduktion und Zygotenbildung durch Befruchtung der Eizellen statt.

Von höchster Bedeutung für die Lösung des Problems von den Ursachen der Apogamie scheinen mir nun die Strasburgerschen Feststellungen über das Verhalten einiger Formen zu sein, die von Buser als Bastarde zwischen *A. pentaphylla* einerseits, *A. glacialis, A. gelida* anderseits aufgefaßt wurden, so z. B. *A. gem-*

*mia Bus. (A. glacialis* × *A. pentaphylla)*, sowie *A. sabauda Bus. (A. pentaphylla* × *A. gelida)* und einiger von diesen wiederum abgeleiteter Bastarde. Bei *A. gemmia* fand Strasburger nur vereinzelt normal aussehende Pollenkörner. Die Antheren von *A. sabauda* enthielten körnige Massen und brachten es im besten Falle zur Ausbildung ganz unvollkommenen Blütenstaubes. Die meisten Samenanlagen beider Formen waren stark verbildet, normale Embryosäcke selten und die wenigen Fälle von Keimbildung erfolgten apogam. Die abgeleiteten Bastarde *A. pentaphylloides* und *A. trullata* wiesen ebenfalls schlechten Pollen und apogam erzeugte Keime auf. Auch A. de Candolle (1905, S. 265) hat eingehend auf diese wichtigen Feststellungen hingewiesen. Er hebt hervor, daß die Eltern der von Buser als Hybriden aufgefaßten Formen normal gebildeten Pollen besitzen, welcher auf der Narbe keimt und die Eizelle befruchten kann. Der Pollen der als Bastarde aufgefaßten Formen sei dagegen unvollkommen entwickelt und ihre Reproduktion parthenogenetisch. Es würde daher, sofern die Angaben Busers und Strasburgers sich völlig decken und bestätigen lassen, nach seiner Ansicht, in diesem Falle obligate Parthenogenesis nicht allmählich aus gelegentlicher hervorgegangen, sondern plötzlich entstanden sein.

Ganz anders lautet der Erklärungsversuch Strasburgers. In Anlehnung an seine sonstigen Anschauungen über die Entstehung der Apogamie sucht er das eigenartige Verhalten dieser Alchemillen, also Bildung apogamer Bastarde zwischen geschlechtlich potenten Arten, folgendermaßen zu erklären (1905, S. 142): „Als Bastarde hätten sie (d. h. *A. gemmia* und *A. sabauda*, sowie die oben genannten abgeleiteten Bastarde) sehr wohl in sexueller Beziehung sich geschwächt zeigen können, daß sie aber den apogamen Weg der Keimbildung einschlugen, dazu gehörte eine bestimmte, schon vorhandene Anlage. Diese, so läßt sich weiter behaupten, übernahmen sie von dem zu den *Alpinae* gehörenden Eltern, da die *A. pentaphylla*, wie wir sahen, keine apogamen Fähigkeiten besitzt. Bei der Gruppe der *Alpinae* müssen dagegen auch in den sexuell potenten Arten latente apogame Anlagen schon vertreten sein, sonst könnten solche in den Bastarden nicht unmittelbar aktiv werden.“ So ergibt sich nach der Ansicht Strasburgers aus dem Studium der Eualchemillen in bezug auf die Entstehung der Apogamie, „daß in diesem Subgenus die Neigung zur Apogamie sich hat wiederholt einstellen müssen, unabhängig in verschiedenen Arten, und daß sie somit als eine Auslösung zu betrachten sei, die ein gewisser im Laufe der phylogenetischen Entwicklung von diesem Subgenus erreichter Zustand veranlaßte“. Er ist der Ansicht,

daß diese Schlußfolgerung, deren Richtigkeit sich allerdings nicht nachweisen lassen werde, nicht ohne allgemeine Bedeutung für die Probleme der organischen Entwicklung bleiben dürfte.

Wohl wenige Stellen der Literatur über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich zeigen so schlagend wie die vorstehenden Zitate die Unhaltbarkeit der bisherigen Anschauungen über die Ursachen dieser Erscheinungen. Wie kompliziert und dabei wenig fundiert ist die Annahme Strasburgers, daß sich im Subgenus der *Eualchemillae* die Neigung zur Apogamie wiederholt eingestellt haben müsse, unabhängig in verschiedenen Arten, und die Neigung zur Apogamie als eine Auslösung zu betrachten sei, die ein im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung von diesem Subgenus erreichter Zustand veranlaßt habe. Wie weit hergeholt und gezwungen ist ferner die Hypothese, daß auch in den sexuell potenten Arten der *Alpinae* latente apogame Anlagen schon vertreten sein müßten, da sie sonst in den Bastarden nicht unmittelbar aktiv werden könnten. Viel einfacher erscheint gegenüber all diesen Annahmen die Hypothese, daß die artfremde Befruchtung selbst Ursache der Entstehung dieser apogamen Bastarde ist, und nicht nur die apogamen *A. gemmia* und *A. sabauda,* sondern auch alle anderen apogamen Alchemillen als sich apogam fortpflanzende Artbastarde aufzufassen sind. Es liegt, wie mir scheint, im Formenkreis der Alchemillen einer der günstigsten Fälle zur experimentellen Entscheidung der Frage nach der Ursache der Apogamie im Pflanzenreich vor. Es wird sich vor allem um die Feststellung handeln, ob die von Buser als Bastarde zwischen *A. pentaphylla* und den genannten subnivalen Vertretern der *Alpinae* bezeichneten Pflanzen wirklich Bastarde sind und den von Buser angenommenen Ursprung haben. Wie schon Strasburger bemerkt hat, ist an der Richtigkeit der Buserschen Annahme nicht wohl zu zweifeln. Die von ihm als Eltern der hypothetischen Bastarde bezeichneten Arten sind gerade diejenigen, welche im Gegensatz zu der großen Mehrzahl der anderen Formen des Subgenus geschlechtlich normal sind. Sie allein können als Eltern von Hybriden in Frage kommen, und für die Auffassung, daß *A. gemmia* und *sabauda* als ihre Bastarde aufzufassen seien, spricht weiter, daß sie nach Buser unverkennbare Merkmale der *A. pentaphyllae* und *alpinae* in sich vereinigen.

Es wird sich nun darum handeln, unter Berücksichtigung aller Regeln der modernen exakten Erblichkeitslehre die verschiedenen Kreuzungen zwischen *A. pentaphylla* einerseits, *A. glacialis* und *gelida* anderseits vorzunehmen. Sodann sind Fortpflanzungsart und Chromosomenzahl der zur Verwendung gekommenen Elternpflanzen mit Fortpflanzungsart und Chromosomenzahl ihrer durch

Bastardierung als auch der durch legitime Bestäubung entstandenen Nachkommenschaft, sowie mit den in der Natur gefundenen und von Buser als Bastarde aufgefaßten *A. gemmia* und *sabauda* zu vergleichen.

Es liegt in der Natur solcher Untersuchungen und der bei *Alchemilla* vorliegenden speziellen Verhältnisse, (Ausbildung kleiner Blüten mit geringer Anzahl von Staubblättern und Samenanlagen), daß der erfolgreichen Durchführung der experimentellen wie der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zahlreiche Schwierigkeiten entgegenstehen und einwandfreie, entscheidende Resultate erst nach mehrjährigen Bemühungen zu erwarten sind.

### 3. Beziehungen zwischen Amphimixis, Bastardierung und Apogamie in der Gattung Hieracium.

Für die von den früheren Autoren angenommene allmähliche Entstehung der Apogamie schienen vor allem diejenigen Angiospermen zu sprechen, deren Individuen sowohl haploid- wie diploidkernige Pollenkörner und Embryosäcke und damit befruchtungsfähige und befruchtungsbedürftige sowie apogame Eizellen ausbilden. Diese Möglichkeit ist von Overton (1902 und 1904) für *Thalictrum purpurascens*[1]) und für die von Ostenfeld (1910) experimentell und von Rosenberg (1907) entwicklungsgeschichtlich-cytologisch untersuchten Hieracien festgestellt

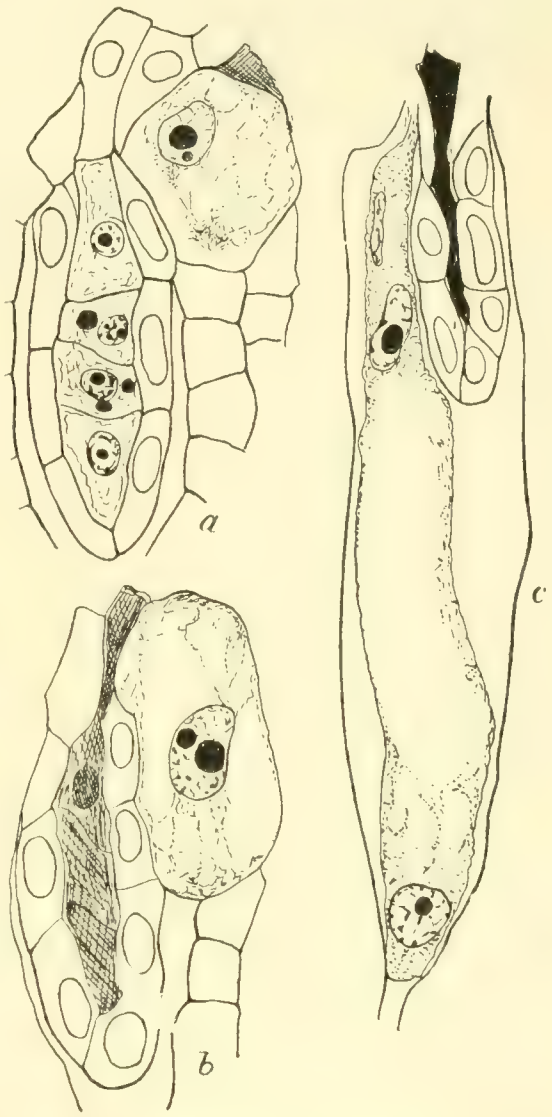



Fig. 80. Apospore Entstehung des Embryosackes von *Hieracium flagellare*. *a* vollständige Makrosporentetrade zu Beginn der Degeneration, *b* und *c* Makrosporentetrade desorganisiert. Der zur Entwicklung kommende diploidkernige Embryosack geht aus einer Integumentzelle, in unmittelbarer Nachbarschaft der verdrängten Tetrade hervor. Nach Rosenberg, aus Winkler (1913, S. 272, Fig. 5).

[1]) Über die Ursachen dieses Verhaltens schreibt Overton (1904, S. 275): „Meine Versuche und Beobachtungen führten mich zu dem Schlusse, daß sich *Thalictrum purpurascens* auf dem Wege zu vollständiger Parthenogenesis befindet, so wie diese durch *Antennaria alpina*, verschiedene Arten von *Alchemilla*, und wahrscheinlich auch *Taraxacum officinale* bereits erreicht wurde".

worden. Nur am letzteren Beispiel sei im Folgenden gezeigt, daß auch die Untersuchung dieses Spezialfalles bereits Tatsachen zur Kenntnis gebracht hat, die durch unsere Arbeitshypothese besser als durch alle bisherigen Annahmen eine plausible Erklärung finden und zeigen, daß bei *Hieracium* vielleicht noch die Möglichkeit vorhanden ist, die Frage nach der Ursache der Apogamie experimentell zu lösen.

In seiner zweiten Vererbungsschrift „Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde" hat Mendel (1869) mitgeteilt, daß bei seinen Kreuzungen mit verschiedenen *Hieracium*-Arten die aus einer und derselben Kreuzung hervorgehenden Bastarde nicht uniform, sondern mehrgestaltig seien. Sie stellten zum Teil Mittelbildungen zwischen den Eltern dar, zum Teil näherten sie sich der einen oder anderen der beiden Stammpflanzen. Die durch Selbstbefruchtung gewonnene Nachkommenschaft der Bastarde variierte später nicht weiter, sondern stimmte in ihren Merkmalen vielmehr untereinander und mit dem Bastard, von welchem sie abstammte, überein.

Diese Ergebnisse, welche teilweise zu denjenigen von Mendels erster Vererbungsschrift in direktem Widerspruch standen, haben nun durch die Untersuchung von Ostenfeld und Raunkiaer (1903), vor allem aber durch die eingehenden späteren Forschungen von Rosenberg (1907) und Ostenfeld (Lit. vgl. 1910) Aufklärung gefunden. Ihre entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Untersuchungen und neueren experimentellen Vererbungsversuche haben ergeben, daß viele Arten des Genus *Hieracium* absolut oder teilweise apogam sind. Die Embryosäcke ihrer Samenanlagen weisen Eizellen mit diploider Chromosomenzahl auf, welche ohne Befruchtung entwicklungsfähig sind und auch die Ausbildung anscheinend normaler Samen und Früchte auslösen.

Nach den Untersuchungen Ostenfelds (1910) verhalten sich nun die drei Subgenera von *Hieracium* in bezug auf ihre Fortpflanzung verschieden. Im Subgenus *Stenotheca* ist die ursprüngliche Form der Fortpflanzung mit typischer Befruchtung beibehalten worden. Das Subgenus *Pilosella* umfaßt apogame und typisch fertile Spezies, in der Hauptsache allerdings apogame. Die Untergattung *Archieracium* weist unter ca. 60 untersuchten Formen nur in der Gruppe des *H. umbellatum* noch befruchtungsbedürftige Formen auf. *H. umbellatum* selbst kommt nach der Feststellung Ostenfelds mit befruchtungsbedürftigen und apogamen Formen („Rassen") vor, ohne daß in morphologischer Hinsicht ein Unterschied zwischen den beiden Formengruppen vorhanden wäre.

Die Arten der Untergattung *Pilosella* sind nach Ostenfeld

mit Ausnahme von *H. auricula* sämtlich zur Bildung apogamer Früchte fähig. Sie sind indes nicht absolut apogam. Eine Anzahl Blüten ihrer Köpfchen bedürfen zur Samenbildung der Bestäubung und Befruchtung. Dies hat, wie übrigens durch die cytologischen Untersuchungen von Rosenberg (1907) nachgewiesen worden ist, die Ausbildung von zweierlei Eizellen zur Voraussetzung: Normaler Eizellen mit reduzierter Chromosomenzahl, deren Weiterentwicklung nur nach Befruchtung erfolgt, und Eizellen mit nicht reduzierter, diploider Chromosomenzahl, die ohne Befruchtung entwicklungsfähig sind. Diese Verschiedenheit der Eizellen und damit der Samenanlagen hat zur Folge, daß die Zahl guter Samen in kastrierten Blütenköpfchen geringer ist als in solchen, denen durch Insektenbesuch auch Gelegenheit zur Bestäubung und damit Befruchtung der Eizellen befruchtungsbedürftiger Samenanlagen gegeben worden ist. Die Untersuchung einer genügend großen Anzahl kastrierter und nicht kastrierter Blütenköpfe einzelner Individuen gab Ostenfeld ein Mittel an die Hand zur Beantwortung der Frage, welche Pflanzen die Fähigkeit zur Bildung befruchteter Samen ganz verloren, in welchem Verhältnis bei anderen die befruchteten zu den apogamen Samen stehen.

Die befruchtungsbedürftigen Eizellen dieser Hieracien der Untergattung *Pilosella* setzen nun, wie Ostenfeld weiter gefunden hat, nicht nur bei legitimer Bestäubung, sondern auch bei Kreuzung Samen an. Sie sind in diesem Falle also nicht nur zur Produktion von apogamen Früchten, sondern auch von Bastarden befähigt. Daher werden bei Kreuzung von zwei teilweise apogamen oder einer teilweise apogamen Form als Mutterpflanze mit einer völlig fertilen Form stets zwei Typen von Nachkommen zu erwarten sein, nämlich:

a) Pflanzen, welche ausschließlich die Merkmale der mütterlichen Art aufweisen, gar keine Bastarde sind, sondern apogam aus den unbefruchteten diploiden Eizellen hervorgingen und daher auch völlig mit der mütterlichen Art übereinstimmen.

b) Multiforme Hybriden aus den von artfremdem Pollen bestäubten und befruchteten Samenanlagen mit befruchtungsfähigen Eizellen.

Das weitere Verhalten dieser Bastarde ist nun für unsere Auffassung von der Entstehung der Apogamie besonders wichtig. Die Ostenfeldschen Bastardierungsversuche haben den unerwarteten Nachweis gebracht, daß durch Bastardierung zwischen verschiedenen Spezies des Subgenus *Pilosella* neue Formen entstehen können, welche sich völlig konstant verhalten und durchaus das Aussehen neuer Arten zeigen. Diese neuen Formen sind apogam. Für unsere Bastardhypothese der Apogamie sind die nachfolgenden Ergebnisse der Ostenfeldschen Experimente die wichtigsten:

1. Die Kreuzung zwischen *Hieracium excellens* × *aurantiacum* lieferte in der $F_1$-Generation neben reinem *H. excellens* auch Hybriden. Die ersteren sind offenbar aus den Samenanlagen mit diploiden und infolgedessen apogam sich entwickelnden Eiern, die letzteren aus den befruchtungsbedürftigen Eizellen hervorgegangen. Die Bastarde waren morphologisch heterogen — Kombinationen der Eigenschaften ihrer stark verschiedenen Eltern. Auch in ihrer Fortpflanzung waren sie verschieden. Ein Teil derselben war steril, andere lieferten eine völlig homogene Nachkommenschaft, deren Konstanz am besten durch die Annahme apogamer Entstehung ihrer Samen zu erklären ist.

2. Bei Kreuzung von *H. excellens* und *H. pilosella* entstand in der $F_1$-Generation eine weniger heterogene, eigentlich mehr dimorphe Nachkommenschaft. Alle Individuen der $F_1$-Generation waren fast völlig steril. Das Verhalten der $F_2$-Generation dagegen ist noch nicht völlig abgeklärt. „The few individuals of F 2 point to constancy, while the poor experiment of back-crossing may be said to show segregation."

3. Ein durch Kreuzung von *H. pilosella* × *H. aurantiacum* erhaltener Bastard ergab in 4 Jahren bei Kastration und Selbstbestäubung keine Früchte. Er verhielt sich als selbststeril, während beide Eltern in ihren Blütenköpfchen eine große Anzahl apogamer Früchte ausbildeten. Die Fähigkeit zur Apogamie ist also in diesem Falle nicht auf den Bastard übertragen worden, die Befruchtungsfähigkeit der Eizellen dagegen erhalten geblieben.

4. Die Wiederholung der zuerst von Gregor Mendel vorgenommenen Kreuzung zwischen *H. auricula* × *aurantiacum* ergab in $F_1$ eine in morphologischer Hinsicht sehr heterogene Nachkommenschaft. Die meisten Individuen waren steril, einige wenige erzeugten apogam einige Früchte. Die Früchte eines jeden einzelnen fertilen Individuums lieferten eine vollständig homogene, mit dem elterlichen Individuum übereinstimmende Nachkommenschaft.

*H. auricula* ist nun nach Ostenfeld nicht, *H. aurantiacum* nur teilweise apogam. Durch ihre Kreuzung entstand also eine teilweise sterile, teilweise apogame Nachkommenschaft ($F_1$-Generation).

So kommt Ostenfeld (l. c. S. 275) zum Ergebnis, daß gewisse *Hieracium*-Hybriden imstande sind, sich apogam fortzupflanzen und dann natürlich konstant sind. Er resümiert:

1. That within *Hieracium* the evolution of new species goes on coincidently with the existence of apogamy;

2. that the new species reach constancy at once just because of the apogamy;

3. that the polymorphism is correlated to the apogamy in such a manner only that apogamy, through the constancy of the species, apparently furthers the polymorphism."

Hinsichtlich der Übertragung der Apogamie auf die Nachkommenschaft bei Kreuzung nicht vollständig apogamer Formen haben die Ostenfeldschen Untersuchungen also zu folgenden Resultaten geführt:

a) Bei Kreuzungen zwischen zwei teilweise apogamen Arten können zwei Typen von Bastarden entstehen: eine bei Isolierung fertile $F_1$-Generation, mit Konstanz in $F_2$ usw., also apogamer Fortpflanzung, und andererseits eine bei Isolierung zur Keimbildung größtenteils oder völlig unfähige, also selbststerile $F_1$-Generation.

b) Die Kreuzung zwischen einer befruchtungsbedürftigen und einer teilweise apogamen Art (*H. auricula* × *H. aurantiacum*) liefert eine bei Selbstbestäubung teilweise steril bleibende, teilweise dagegen apogam sich fortpflanzende und dann in der Deszendenz der einzelnen Individuen konstant bleibende Nachkommenschaft.

In beiden Gruppen von Versuchen findet sich also die mindestens dem einen Elter zukommende Eigenschaft der Apogamie auch bei einem Teil der Nachkommen wieder. Wichtig ist, daß neben teilweise fertilen und apogamen Bastarden auch andere entstehen können, die völlig selbststeril sind oder sich nicht wie die Elternformen nur teilweise, sondern obligat apogam fortpflanzen. Es liegen also auch in der Gattung *Hieracium* sicher Beispiele der Erzeugung apogamer Formen durch Kreuzung vor. Da in allen Versuchen Ostenfelds mindestens der eine Elter bereits teilweise apogam war, kann, wie es bisher auch aufgefaßt worden ist, das Wiederauftreten der Apogamie bei einem Teil der Bastarde auf der Übertragung der Tendenz zur Apogamie durch die Gameten beruhen. Die Tatsache aber, daß andere dieser Bastarde gänzlich steril sind, scheint mir mehr für die Hypothese zu sprechen, daß ihre Apogamie und Sterilität eher als Folge der Bastardierung auftreten resp. verstärkt werden. Eindeutig können die von Ostenfeld mit ganz anderer Fragestellung ausgeführten Versuche hinsichtlich unserer Hypothese schon aus dem Grunde nicht sein, weil die zur Verwendung gekommenen teilweise apogamen Eltern wohl nicht als reine Arten, sondern selbst schon durch Apogamie fixierte Bastarde aufzufassen sind.

Völlig eindeutige Resultate im Sinne unserer Hypothese werden nur durch Vornahme von Bastardierungen zwischen Individuen solcher Arten zu gewinnen sein, für welche durch Isolierung,

Kastrier- und Bestäubungsversuche die Reinheit in bezug auf Befruchtungsbedürftigkeit und völliges Fehlen von Apogamie einwandfrei festgestellt worden ist.

Solche Arten sind nach den Feststellungen Ostenfelds offenbar auch innerhalb aller drei Untergattungen von *Hieracium* vorhanden. Diejenigen des Subgenus *Stenotheca* sind nach den Erfahrungen Ostenfelds für Versuche im nördlichen Europa nicht geeignet, kommen dagegen sehr wohl für Versuche amerikanischer Forscher in Betracht. Von den *H. Pilosellae* erscheint *H. auricula L.* besonders günstig, bei den *Archieracien* sei im besonderen auf *H. umbellatum* und dessen nächste Verwandte verwiesen.

Für *H. umbellatum* speziell hat Ostenfeld bereits auf einen bei solchen Versuchen außerordentlich wichtigen Umstand aufmerksam gemacht. Er hat (1910, S. 253) für diese Art die eigentümliche Tatsache festgestellt, daß die meisten ihrer Formen oder Rassen normal sexuell sind, eine einzige Form dagegen — Ostenfeld hatte die Samen derselben von Petersburg erhalten — sich apogam verhielt, ohne daß in ihrem Habitus irgendwelche Unterschiede gegenüber den normal sexuellen Formen festzustellen gewesen wären. Ostenfeld selbst hat schon auf die Bedeutung dieses einzigartigen Vorkommens innerhalb der *Hieracien* hinsichtlich der Entstehung der Apogamie hingewiesen: „It seems to be a species whose fruiting at the present time is little stable and in which we might hope to find something to help us to an understanding of the mysterious phenomenon of apogamy. Still, I have as yet no hints of this understanding, but I hope that further investigations on this species will clear up the matter."

Mit der Annahme eines zurzeit wenig stabilen Verhaltens von *H. umbellatum* in bezug auf Frucht- und Samenbildung spielt Ostenfeld auf den von ihm vertretenen Standpunkt von der allmählichen Entstehung der Apogamie innerhalb dieser Gattung an. Nach meiner Hypothese dagegen ist die Frage zu prüfen, ob das apogame *H. umbellatum* von St. Petersburg nicht eher ein matrokliner Bastard ist und ob dessen Erzeugung bei Vornahme möglichst vieler Kreuzungen zwischen dem befruchtungsbedürftigen *H. umbellatum* und anderen sexuellen oder erst teilweise apogamen Arten nicht nochmals gelingen würde.

Unzweifelhaft sind die Vorkommnisse von Apogamie in der Gattung *Hieracium* und einige ähnliche Vorkommnisse innerhalb der Gattung *Thalictrum* in einem wichtigen Punkte von der vorher besprochenen Apogamie von *Antennaria* und *Alchemilla* verschieden. Ihre Erklärung macht eine Erweiterung unserer Hypothese durch die Annahme notwendig, daß Artkreuzung nicht nur zur Bil-

dung von Bastarden mit obligat apogamer Fortpflanzung, sondern auch von partiell apogamen Bastarden führen kann, die noch einen Teil ihrer Eizellen haploid und damit befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig ausbilden. Über die cytologischen Vorgänge, welche dieses verschiedenartige Verhalten der Eizellen möglich machen könnten, wird im nächsten Kapitel zu sprechen sein. Für die Erblichkeitsverhältnisse der nur teilweise apogamen Formen aber ist nach unserer Hypothese zu erwarten, daß ihre haploiden, befruchtungsbedürftigen Eizellen bei legitimer Bestäubung mit ebenfalls entwicklungsfähigem, haploidkernigem Pollen derselben Art, entsprechend der haploiden *Ch. crinita* oder der legitimen Bestäubung von *Alchemilla pentaphylla*, wieder normale diploidkernige Pflanzen ohne ovoapogame Samenanlagen liefern werden. Nach den bisherigen Erfahrungen verhalten sie sich vielfach selbststeril, liefern aber Bastarde bei künstlicher Bastardierung, deren Blüten je nach der Kombination der Eltern steril bleiben oder wieder ausschließlich oder teilweise apogam sich entwickelnde Samen bilden. Vielleicht werden zukünftige Bastardierungsversuche mit noch völlig befruchtungsbedürftigen Arten zur Feststellung führen, welche Kreuzungen ausschließlich apogame, welche teilweise apogame, welche normal geschlechtliche und welche sterile Bastarde liefern.

Das Vorkommen von Formen mit nur teilweiser Apogamie ist nicht etwa auf *Hieracium* und *Taraxacum* beschränkt. Ähnliche Verhältnisse sind offenbar auch in anderen Verwandtschaftskreisen vorhanden und nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse zu schließen, z. B. gerade bei *Marsilia* sehr wahrscheinlich. Wie Strasburger festgestellt hat (1907, S. 163), werden an den apogamen Pflanzen von *M. Drummondii* außer diploiden auch haploide Sporenanlagen gebildet und es hätte, wie er schreibt „an sich nichts Überraschendes, wenn es Pflanzen, selbst von *M. Drummondii A. Br.* gäbe, aus deren Sporokarpien sowohl apogame als auch sexuelle Pflanzen hervorgehen könnten. Wer etwa in Zukunft über solches *Marsilia*-Material verfügen sollte, hätte auch darauf zu achten, ob nicht die sexuell erzeugten Pflanzen dazu neigen, vorwiegend haploide, die apogam entstandenen vorwiegend diploide Sporen zu bilden". Entgegen der in diesen Sätzen niedergelegten Erwartung Strasburgers, welche auf seiner Annahme einer allmählichen Entstehung der Apogamie und der Vererbung der Tendenz zur Apogamie fundiert ist, ist nach unserer Hypothese zu erwarten, daß sexuell erzeugte Exemplare von *M. Drummondii* ausschließlich haploide Sporen liefern werden, aus denen wiederum Gametophyten mit befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Eizellen hervorgehen. Apogam entstehende Pflanzen dagegen werden

ausschließlich oder wenigstens teilweise ohne Reduktionsteilung diploide Sporen erzeugen, die ebenfalls ohne Befruchtung entwicklungsfähige Eizellen bilden und so wieder zu habitueller Apogamie führen.

Eine Nachuntersuchung dieser Verhältnisse wird zu entscheiden haben, ob vielleicht die apogam entstehenden Individuen vegetativ stärker entwickelt sind und ob ihre Sporen rascher und in größerer Prozentzahl keimen. Diese Faktoren und übrigens auch schon das bloße Nebeneinandervorkommen von haploiden und diploiden Prothallien würden die Befruchtung erschweren und bei geringer Anzahl der männlichen Prothallien die Bildung neuer geschlechtlich erzeugter Sporophyten hemmen. Schon nach verhältnismäßig wenigen Generationen wäre ein starkes Überwiegen des diploiden Bastardes gegenüber der haploiden geschlechtlichen Stammform zu erwarten.

Nicht von vornherein ausgeschlossen ist die Möglichkeit einer gelegentlichen Entwicklung einzelner normaler, haploider Sporen und befruchtungsfähiger Sexualzellen an natürlichen wie an experimentell erzeugten apogamen *Marsilia*-Bastarden. Sollten solche Sporen wirklich vorkommen, so wäre weiter denkbar, daß ihre Bildung auch mit einer Spaltung der heterozygotischen Erbmasse des apogamen Bastardes verbunden ist. Der Verlauf dieser Spaltung würde demjenigen bei der Bildung der $F_2$-Generation fertiler Bastarde vergleichbar sein und offenbar zur Bildung von zahlreichen zwischen den beiden Eltern intermediären Formen führen. Blieben dieselben sexuell, so könnten sie wieder zum Ausgangspunkt neuer Formenbildung werden, sowohl bei Befruchtung durch Spermatozoiden anderer fertiler Bastardformen, als auch bei Bastardierung mit solchen Formen, die wiederum zur Bildung neuer apogamer Bastarde führen. Die Auffindung solcher Spaltungsvorgänge in der Aszendenz apogamer Pflanzen würde zeigen, daß in solchen Verwandtschaftskreisen bis drei verschiedene Ursachen an der Entstehung der Polymorphie tätig sein könnten, nämlich:

a) Variabilität und Formenreichtum der an der Bastardierung beteiligten Arten.

b) Verschiedene Kombination der elterlichen Merkmale im Entwicklungsgange der aus Heterozygoten zwischen verschiedenen Individuen derselben beiden Elternarten hervorgehenden Bastarde.

c) Bildung und Fixierung von Formen infolge nachträglicher Aufspaltung und Rückkehr einzelner Bastardindividuen zur geschlechtlichen Fortpflanzung.

Ich verhehle mir nicht, daß die Hypothese vom hybriden Ursprunge der Apogamie zurzeit die so eigenartigen Verhältnisse

innerhalb der Gattungen *Hieracium, Thalictrum* und *Marsilia* noch nicht restlos zu deuten vermag. Die bisherigen Versuche innerhalb dieser Gattungen sind eben, bei aller Anerkennung ihrer glänzenden Resultate, doch von ganz anderer Fragestellung aus unternommen worden. Es wäre müßig, vor der Ausführung besonderer, von unserer neuen Fragestellung ausgehenden Bastardierungs- und Vererbungsversuche mit fertilen und halbfertilen Formen dieser Gattungen die Resultate der bisherigen Bastardierungsversuche und cytologischen Untersuchungen ausführlicher, als es schon geschehen ist, diskutieren zu wollen. Speziell die Gattung *Hieracium* erscheint mit ihren zahlreichen Formen zum Nachweis geeignet, daß auch die teilweise Apogamie einer Pflanze auf Bastardierung beruhen kann und daß weitere Bastardierungen mit solchen Pflanzen schließlich zur Erzeugung von Formen führen die in morphologischer Hinsicht nicht oder nur wenig abgeändert, in bezug auf Fortpflanzung aber gänzlich apogam geworden sind.

Gerade die Befunde bei den apogamen *Alchemillen*, bei *Hieracium* und *Marsilia* regen an, die Vergleichung der apogamen Formen mit Bastarden noch eingehender durchzuführen. In den nächsten Kapiteln soll der Nachweis versucht werden, daß mit der Annahme eines hybriden Ursprunges zahlreiche Merkmale und Eigentümlichkeiten der beststudierten apogamen Angiospermen viel leichter als mit den bisherigen Erklärungsversuchen in Einklang gebracht werden können.

## E. Zusammenfassung und Thesen.

Bei der Auswahl von Versuchspflanzen zur experimentellen Lösung der Frage nach den Ursachen der Apogamie ist auf gute Trennung der beiden Geschlechter als Vorbedingung zur Ausschaltung der legitimen Befruchtung und zur sicheren Vornahme der Bastardbefruchtung zu achten. Zur Hybridisation zwischen nicht leicht sich kreuzenden Arten ist die Kombination von künstlicher Entwicklungserregung und Bastardierung zu Hilfe zu ziehen. Diese hat ihrerseits Befähigung der Gameten zu künstlicher Parthenogenesis zur Voraussetzung. In engste Auswahl fallen alle diejenigen Verwandtschaftskreise, in welchen Parthenogenesis und Apogamie vorkommen und natürliche Bastarde häufig sind.

### Algen und Pilze.

1. Unter den Algen scheinen vor allem die Familien der *Chlamydomonadineae, Zygnemaceae* und *Fucaceae*, unter den Pilzen

verschiedene *Mucoraceae* und *Saprolegniaceae* günstige Verhältnisse für die experimentelle Feststellung von Beziehungen zwischen Bastardierung und Geschlechtsverlust mit obligater Apogamie aufzuweisen.

2. Für verschiedene normalgeschlechtliche *Spirogyra*-Arten, sowie für einige andere *Zygnemaceae* ist Bildung von keimfähigen Parthenosporen unter besonderen Kombinationen der äußeren Bedingungen beschrieben und für andere Arten die Möglichkeit künstlicher Parthenogenesis nachgewiesen worden. Die Parthenosporen von *Spirogyra* verhalten sich wie die Zygosporen als Dauersporen, sind aber auch zu viel rascherer Keimung befähigt. Sowohl bei künstlicher wie bei gelegentlich natürlicher Parthenogenesis normalgeschlechtlicher Arten liegt haploide (generative) Parthenogenesis von Gameten mit haploider Chromosomenzahl vor. Es ist zu erwarten, daß die Keimung solcher Parthenosporen unter Ausfall der Reduktionsteilung stattfindet, der entstehende Keimling wiederum normale, vegetative Zellen liefert und diese später zu normaler Kopulation befähigt sind.

3. Für einige *Zygnemaceae*, wie z. B. *Spirogyra mirabilis*, ist Ausbildung zygotenähnlicher Sporen ohne Kopulation als ausschließliche Art der Fortpflanzung festgestellt worden. Nach den Untersuchungen von Klebs ist die Parthenosporenbildung von *Sp. mirabilis* von den gleichen Bedingungen abhängig wie bei anderen Arten die Zygotenbildung durch Konjugation.

4. Die Parthenosporenbildung von *Sp. mirabilis* ist nicht als primitive, sondern als abgeleitete Fortpflanzungsart aufzufassen. Es liegt, analog zu *Chara crinita*, aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier nicht generative Parthenogenesis, sondern Geschlechtsverlust einer di- oder heteroploid gewordenen und sich apogam fortpflanzenden Art vor. Während bei normalgeschlechtlicher Fortpflanzung der Zygotenkern der Spirogyren die diploide Chromosomenzahl enthält und die Reduktion auf die haploide Zahl zu Beginn der Keimung eintritt, müßte *Sp. mirabilis* nach unserer Hypothese in den Kernen ihrer vegetativen Zellen und der Parthenosporen die doppelte Chromosomenzahl der Gameten ihrer normalgeschlechtlichen Verwandten aufweisen.

5. Zygotenbildung zwischen Fäden verschiedener *Spirogyra*-Arten ist in der Natur nicht gerade selten. Anhaltspunkte dafür, daß die Keimung der normal aussehenden Heterozygoten unterbleibt, fehlen. Die Möglichkeit ist vorhanden, daß unter den bis jetzt beschriebenen Spirogyren auch Artbastarde vorkommen und die auffallende Mannigfaltigkeit in den Chromosomenzahlen dieser Gattung zum Teil wenigstens durch Bastardierung hervorgerufen ist. Es ist zu erwarten, daß hybride Spirogyren auch

Verschiedenheiten in der Art ihrer Fortpflanzung aufweisen und zu denselben auch apogame Formen, wie *Sp. mirabilis*, gehören.

6. Bei normalgeschlechtlichen *Fucaceen* führt künstliche Entwicklungserregung von Eizellen zu typisch haploider Parthenogenesis. Dementsprechend scheint auch die Heranzucht der Keimlinge auf ähnliche Schwierigkeiten zu stoßen wie in vielen Fällen künstlicher Entwicklungserregung tierischer Eier. Sollte es gelingen, die Kultur parthenogenetisch entstandener *Fucus*-Embryonen bis zur Ausbildung geschlechtsreifer Pflanzen fortzusetzen, so ist zu erwarten, daß ihre Entwicklung unter Beibehaltung der haploiden Chromosomenzahl der Kerne vor sich geht. Ähnliche Kernverhältnisse sind auch in den durch Merogonie entstehenden Embryonen zu erwarten.

7. Die Ausbildung entwicklungsfähiger Geschlechtszellen an haploid parthenogenetischen oder durch Merogonie entstandenen *Fucus*-Pflanzen ist nur dann möglich, wenn die normalerweise zu Beginn der Oogonium- und Antheridiumentwicklung erfolgende Chromosomenreduktion ausfällt.

8. Natürliche Parthenogenesis ist bei *Fucus* nicht bekannt, dagegen das Vorkommen teilweise oder völlig steriler und auf Vermehrung durch Fragmentation des Thallus angewiesener Formen. Ob diese selbständige Arten darstellen oder als Bastarde zwischen anderen Arten zu deuten sind, ist noch nicht entschieden.

9. Künstliche Bastardierung zwischen verschiedenen *Fucus*-Arten ist möglich; auch für das Vorkommen natürlicher *Fucus*-Art- und Gattungsbastarde sind in neuerer Zeit sichere Anhaltspunkte gewonnen worden. Für ihre Entstehung sind die Bedingungen in der Natur dadurch gegeben, daß fast immer mehrere Arten der Gattung zusammen und mit Arten verwandter Gattungen untermischt vorkommen und die Entleerung ihrer Geschlechtsorgane gleichzeitig erfolgt.

10. Über die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane, die Befruchtungsvorgänge und die Nachkommenschaft der natürlichen wie der experimentell erhaltenen *Fucus*-Bastarde liegen zurzeit noch keine Angaben vor. Aus den bisherigen Befunden über künstliche Parthenogenesis und Bastardierung, das Vorkommen natürlicher Apogamie und natürlicher Bastarde bei *Fucus* darf geschlossen werden, daß auch dieser Verwandtschaftskreis wahrscheinlich alle Bedingungen erfüllt, welche eine erfolgreiche Ausführung von Versuchen zur experimentellen Erzeugung apogamer Bastarde erfordert.

11. Unter den *Oomycetes* und *Zygomycetes* kommen Arten mit typisch geschlechtlicher Fortpflanzung und andere mit verschiedenartigen Formen der Apomixis vor.

12. Verschiedene *Zygomycetes* sind zur Bildung von Azygosporen befähigt, welche bei ähnlichem Bau und ähnlicher Größe wie die typischen Zygosporen nicht durch Kopulation zweier Gameten entstehen, sondern aus der Endzelle eines Gametenastes hervorgehen. Azygosporenbildung ist als fakultative Parthenogenesis von Formen denkbar, die daneben noch zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt sind.

13. Für diejenigen *Mucor*-Arten, die wie *M. neglectus* und *tenuis* nur Fortpflanzung durch Azygosporen aufzuweisen scheinen, ist zu untersuchen, ob die Ausbildung vereinzelt bleibender Kopulationsäste, das Ausbleiben der Gametenverschmelzung gepaarter Schläuche auf einem Geschlechtsverlust beruht, der nach unserer Hypothese seine Ursache in einer durch hybriden Ursprung zustande gekommenen unreduzierten di- oder heteroploiden Chromosomenzahl hat.

14. Bei den *Saprolegniaceae* ist Sporenbildung ohne Befruchtung verbreitet. In einer ganzen Anzahl von Fällen fakultativer Parthenosporenbildung bei sonst normalgeschlechtlichen Arten liegt jedenfalls haploide Parthenogenesis vor. In Fällen habitueller Parthenosporenbildung von Arten, denen die Antheridien vollständig fehlen, wäre auch diploide Parthenogenesis oder Ovo-Apogamie möglich. Eine sichere Unterscheidung der wirklich parthenogenetischen von obligat apogamen Fortpflanzungsprozessen bei *Saprolegniaceae* ist erst möglich, wenn festgestellt sein wird, ob und in welchen Fällen von Sporenbildung ohne Befruchtung die Amphimixis durch einen automiktischen Vorgang ersetzt wird.

15. Kreuzungsversuche machen bei *Zygo-* und *Oomycetes* Mischkulturen zwischen verschieden geschlechtlichen Individuen verschiedener Arten notwendig. Die sonst infolge ihrer leichten Kultivierbarkeit zu experimentellen Arbeiten vorzüglich geeigneten *Saprolegniaceae* können wegen Monözie zu Bastardierungsversuchen mit Aussicht auf Erfolg nur verwendet werden, wenn es gelingt, künstlich eingeschlechtlich gemachte Individuen verschiedener Arten in Mischkulturen zu vereinigen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei den heterothallischen *Mucoraceae*, bei denen auch die legitime Zygotenbildung zwischen den Gameten geschlechtlich verschieden gestimmter Mycelien erfolgt.

16. Die homothallischen *Mucoraceae* sind von heterothallischen als dem ursprünglicheren Typus der *Mucorineae* abzuleiten. Ihre verschieden weit gehende Heterogamie, die sich in Ungleichheit der Größe, Form und Farbe der Gametenäste und Gameten äußert, ist das Resultat einer Tendenz zum Abortus, welche Ausbleiben der Zygosporenbildung, Produktion von Azygosporen und anderer ohne Sexualakt entstehenden Vermehrungsorgane und

Zellen bewirkt. Weisen einzelne automiktische oder aponiktische homothallische Formen die doppelte Chromosomenzahl nächstverwandter heterothallischer Formen auf, so ist als Ursache ihrer Entstehung wiederum artfremde Befruchtung in der Aszendenz anzunehmen.

## Moose.

1. Sollen die in der Vererbungslehre üblichen Bezeichnungen der $P_1$-, $F_1$-, $F_2$-, usw. Generationen von den Angiospermen auch auf die Pflanzen mit morphologisch selbständigen Gametophyten übertragen werden, so wird von einer $F_1$-Sporophyt-Generation und einer $F_1$-Gametophyt-Generation, von einer $F_2$-Sporophyt-, $F_2$-Gametophyt-Generation usw. zu sprechen sein.

2. Was bis jetzt von Moosbastarden sicher beobachtet worden ist, sind ausschließlich hybride Mooskapseln, d. h. die auf normalen Gametophyten einer Moosart nach artfremder Befruchtung entstandene $F_1$-Sporophyt-Generation.

3. Gelegenheit zur Bildung natürlicher Bastarde ist bei Moosen solcher Verwandtschaftskreise häufig, die reich an diözischen Arten sind. Geselliges Vorkommen mehrerer Arten derselben oder verschiedener Gattungen in größeren Rasen bringt für die weiblichen Pflanzen diözischer Arten vielfach Erschwerung oder Ausschluß der normalen und anderseits Ermöglichung der artfremden Befruchtung mit sich.

4. In den bis jetzt untersuchten hybriden Mooskapseln bleibt das sporogene Gewebe rudimentär; nur ausnahmsweise wurde beginnende Sporenbildung festgestellt, niemals dagegen völlig reife Sporen aufgefunden.

In Analogie zu den mannigfaltigen Erscheinungen der Fertilität und Sterilität von Angiospermen-Bastarden ist zu erwarten, daß auch unter den Moosen fertile Bastard-Sporophyten vorkommen und aus den keimenden Sporen derselben hybride Gametophyten entstehen, die ebenfalls eine Kombination der Merkmale der Gametophyten ihrer beiden Elternarten zeigen.

5. Hybride Moos-Gametophyten können, ohne selbst fertil zu sein, durch Fragmentation oder Propagation durch Brutorgane oder Stecklinge sich reichlich vermehren und zu neuen Sippen werden.

6. Da eine größere Anzahl von Laubmoosen völligen Geschlechtsverlust und Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung sowie des antithetischen Generationswechsels durch apomiktische Vermehrung des Gametophyten erfahren haben, ist die Möglichkeit zu prüfen, ob einzelne derselben sterile Bastarde sind und ob sie experimentell durch Kreuzung verwandter fertiler Arten neu erzeugt werden können.

7. Die Ausführung von Versuchen über künstliche Parthenogenesis und vor allem zur Bastardierung von diözischen Laubmoosen nach allen Regeln der exakten Vererbungslehre scheint unter Anwendung der von den beiden Marchal ausprobierten Kulturmethoden wohl möglich. Ausgehend von der Regeneration vegetativer Teile von sorgfältig ausgewählten männlichen und weiblichen Individuen diözischer Arten sind männliche und weibliche Individualkulturen zu gewinnen. Die Kreuzungsversuche selbst sind in der Art vorzunehmen, daß Kulturen weiblicher Pflanzen im fertilen Zustande mit spermatozoidenhaltigem Wasser aus Kulturen anderer diözischer oder monözischer Formen begossen werden, oder von Anfang an Mischkulturen der zu kreuzenden Arten hergestellt werden.

8. Anhaltspunkte dafür, in welchen Verwandtschaftskreisen vorerst nach natürlichen Moosbastarden zu suchen sein wird und experimentelle Erzeugung von Bastarden Erfolg haben könnte, gibt im besonderen das Vorkommen von selten fruktifizierenden oder völlig sterilen Formen.

9. Für das Studium der Abstammung steriler Moose, wie auch natürlicher oder künstlich hergestellter Moosbastarde ist der Umstand günstig, daß die Kernverhältnisse und Chromosomenzahlen der Laubmoose, im Gegensatze zu denjenigen der Farne, ungewöhnlich übersichtlich sind.

10. Es ist zu prüfen, ob die sterilen und sich ausschließlich durch Brutkörper vermehrenden Laubmoose, wie z. B. die sterilen Arten der Gattung *Bryum*, im Verhältnis zu den Gametophyten der verwandten sexuellen Arten diploid sind. Ist dies der Fall, so könnten sie sehr wohl aus der Keimung von Sporen hervorgegangen sein, die ohne Reduktionsteilung aus den Sporenmutterzellen einer hybriden $F_1$-Sporophyt-Generation entstanden sind.

## Pteridophyten.

Bei den Pteridophyten ist habituelle Apogamie sehr häufig. Gelegentlich kommt auch fakultative Apogamie an sonst normalgeschlechtlichen Arten vor, auch ist Apogamie an Prothallien solcher Arten experimentell hervorgerufen worden. Natürliche oder experimentelle Parthenogenesis, also Weiterentwicklung unbefruchteter Eizellen als alleinige Abweichung vom normalen Fortpflanzungsvorgang ist zurzeit bei homosporen *Filices* noch nicht, wohl dagegen innerhalb der heterosporen Gattungen *Marsilia* und *Selaginella* bekannt. Auch hinsichtlich der Art der Abweichung vom normalen Generationswechsel liegen die Verhältnisse bei homosporen und heterosporen Pteridophyten verschieden.

1. Bei den homosporen Farnen ist die Mehrzahl der Fälle habitueller Apogamie mit Aposporie, d. h. Ausfall der Sporenbildung, verknüpft. In einigen Fällen der Aposporie ist die Sporangiumentwicklung gestört und einzelne Zellen der Sporangiumanlagen wachsen auf frühen Entwicklungsstadien zu Prothallien aus. Die Entstehung neuer Gametophyten kann auch noch weiter in den Sporophyten zurückverlegt sein, sie entstehen an Stelle der Sporangien in den Sori oder gehen direkt aus den vegetativen Geweben der Blattspitze oder Blattränder hervor.

2. Apospor erzeugte Prothallien zeigen immer apogame Keimbildung, dabei kommt als weniger starke Abweichung vom normalen Verhalten ovogene Apogamie, als stärkere Abweichung Keimbildung aus vegetativen Prothalliumzellen vor.

3. Der Wechsel der Generationen ist bei den habituell apospor-apogamen und habituell apogamen Farnen nicht von einem Wechsel der Chromosomenzahl begleitet. Sporophyt und Gametophyt weisen in ihren Kernen die gleiche Chromosomenzahl auf. Ob diese Zahl die ursprüngliche des Gametophyten oder diejenige des Sporophyten ist, ob sie als haploid oder diploid zu gelten hat, ist nicht in allen Fällen entschieden und vielleicht auch nicht mehr zu entscheiden.

4. Die relativ hohen Chromosomenzahlen aller Farne, ihre geringe Konstanz innerhalb einzelner Gattungen und selbst der Formengruppen einzelner Arten erschweren die Feststellungen über Haploidie, Diploidie und Heteroploidie der Generationen obligat und fakultativ apomiktischer Farne. Es ist daher die Möglichkeit zu prüfen, ob nicht auch bei den obligat apomiktischen Formen von *Lastrea pseudo-mas* die von Farmer nnd Digby angegebenen Abweichungen vom normalen Fortpflanzungsvorgang und Generationswechsel mit dem Vorkommen einer di- oder heteroploiden Chromosomenzahl der Kerne in beiden Generationen zusammenhängen könnten.

5. Für Fälle induzierter oder gelegentlicher Aposporie an sonst normalgeschlechtlichen Farnen ist Ausbildung des Gametophyten mit diploider Chromosomenzahl der Kerne, für Fälle induzierter Apogamie Ausbildung des Sporophyten mit haploider Chromosomenzahl der Kerne zu erwarten.

6. Gelegentliche und induzierte Aposporie sonst normalgeschlechtlicher Farne führt zur Bildung diploidkerniger Prothallien, die ohne weitere Nachkommenschaft bleiben oder apogam neue diploidkernige Sporophyten erzeugen, welche unter normalen Lebensbedingungen wiederum zur normalen Sporenbildung mit Reduktion befähigt sind.

7. Durch Unterdrückung der Reduktionsteilung im Verlauf

ihrer Sporenbildung oder durch apospore Erzeugung neuer haploidkerniger und normalgeschlechtlicher Prothallien ist auch von solchen Farnsporophyten aus eine Rückkehr zum normalen antithetischen Generationswechsel denkbar, die durch induzierte haploide Apogamie entstanden sind.

8. Sowohl für die Fälle gelegentlich in der Natur auftretender wie experimentell induzierter Aposporie und Apogamie normalgeschlechtlicher Farne ist wenig wahrscheinlich, daß die durch einmalige Beeinflussung hervorgerufene Abänderung im Verlauf des Generationswechsels erblich wird. Die bis jetzt angenommene Entstehung obligater Apogamie durch erbliche Fixierung der unter dem Einflusse äußerer Faktoren erfolgten Abweichungen vom ursprünglichen Entwicklungsmodus fußt auf keiner einzigen völlig sicher gestellten Tatsache.

9. Farnbastarde sind verhältnismäßig häufig. Ihre Sporenbildung weist dieselben Störungen auf, die auch in allen anderen Stämmen des Pflanzenreichs an Artbastarden festgestellt worden sind. Das Vorkommen von sterilen Bastarden und aposporen Formen innerhalb derselben Verwandtschaftskreise der Farne macht wiederum das Vorhandensein genetischer Beziehungen zwischen Bastardierung und Aposporie sehr wahrscheinlich.

10. Die Annahme eines hybriden Ursprunges kommt nur für die obligat apogamen Farne in Betracht, deren ganzer Entwicklungszyklus ohne Chromosomenreduktion durchlaufen wird, und die daher in Sporophyt und Gametophyt die gleiche diploide Chromosomenzahl aufweisen. Das genetische Verhältnis der beiden Generationen ist verschieden. Die bis jetzt festgestellten Möglichkeiten gehören einer Reihe an, welche eine allmähliche, immer weitergehende Zurückverlegung der Gametophytenbildung im Entwicklungsgang des Sporophyten zeigt.

11. Künstliche Bastardierung und damit Versuche zur experimentellen Erzeugung apospor-apogamer Farne werden trotz der potentiellen Monözie der Prothallien dadurch möglich gemacht, weil durch Änderung der Ernährung, der Lichtintensität und der Temperatur nicht nur die vegetative Entwicklung der Farnprothallien, sondern auch die Bildung der Sexualorgane außerordentlich stark beeinflußt wird und eingeschlechtliche Prothallien erzeugt werden können.

12. Von den heterosporen Pteridophyten sind infolge des natürlichen Vorkommens apogamer Formen, sowie der leichten Kultivierbarkeit die Arten der Gattungen *Marsilia* und *Selaginella* in ganz besonderem Maße als Untersuchungsobjekte für die neue Fragestellung geeignet.

13. Für den hybriden Ursprung der apogamen Sippen von

*Marsilia Drummondii* sprechen ihre Zugehörigkeit zu einem ungewöhnlich polymorphen Verwandtschaftskreis und der Umstand, daß an den natürlichen Standorten der australischen Marsilien durch das gesellige Nebeneinandervorkommen verschiedener Arten die Möglichkeit der Bastardierung und damit der Entstehung hybrider, apogamer Formen wirklich gegeben ist.

14. Partielle Sterilität infolge Seltenheit oder völligen Fehlens von Mikrosporangien, schlechter Ausbildung der Mikrosporen ist innerhalb der Gattung *Selaginella* weit verbreitet. Erbliche Apogamie ist nicht nur bei partiell sterilen, sondern auch bei solchen Arten gefunden worden, welche anscheinend normale Mikrosporangien und Mikrosporen neben normal aussehenden Makrosporen ausbilden. Die Ausbildung der Geschlechtszellen, zum mindesten der Eizellen, erfolgt in diesen Fällen offenbar mit diploider Chromosomenzahl und die Neigung zur Kopulation geht den Eiern ab.

15. Im Gegensatz zu den homosporen Farnen ist bei den Selaginellen noch in keinem Falle apogame Entwicklung vegetativer Prothalliumzellen, sondern ausschließlich ovogene Apogamie, Embryobildung aus Eizellen ungeöffneter Archegonien, festgestellt worden.

16. Die Befunde über die gegenwärtige Verbreitung der normal sexuellen und der ovoapogamen Selaginellen stehen der Annahme eines hybriden Ursprunges der letzteren nicht entgegen. Es ist anzunehmen, daß die Entstehung einzelner apogamer Bastarde schon sehr weit zurückliegt. Eltern und Bastard oder vielleicht dieser allein können seither mannigfache Verschiebungen und Änderungen in ihren Verbreitungsgebieten erfahren haben, so daß aus der gegenwärtigen Verbreitung der apogamen Selaginellen und ihrer nächstverwandten sexuellen Formen die Möglichkeit oder Unmöglichkeit der Bastardierung in der Aszendenz nicht mehr erschlossen werden kann.

## Angiospermen.

Bei den Angiospermen ist Apogamie besonders in polymorphen Verwandtschaftskreisen häufig, von denen vielfach bekannt ist, daß sie auch zahlreiche natürliche Bastarde aufweisen und experimentell besonders leicht Bastarde ergeben. Für die experimentelle Feststellung von Bastardierung als Ursache der Apogamie und verwandter Vorgänge scheinen mir die Gattungen *Antennaria, Alchemilla* und *Hieracium* besonders günstig zu sein.

1. Für *Antennaria alpina* ist Ovoapogamie die ausschließliche Fortpflanzungsart. Der Entwicklungsgang ihrer Samenanlagen unterscheidet sich von demjenigen der *A. dioica* durch den Ausfall der Tetraden- wie der Reduktionsteilung. Die Ausbildung des weib-

lichen Gametophyten und damit der Eizelle erfolgt mit der Chromosomenzahl des Sporophyten. Diese ist bei *A. alpina* auf das doppelte der diploiden Zahl von *A. dioica* erhöht.

2. Neben ovoapogamen weiblichen Pflanzen von *A. alpina* treten gelegentlich männliche Pflanzen auf. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch *A. alpina* von einer Form abzuleiten ist, welche wie die anderen Antennarien männliche und weibliche Individuen gehabt haben muß. Aus der Funktionsunfähigkeit der sporadisch auftretenden männlichen Pflanzen und der Übereinstimmung der Degenerationserscheinungen ihrer Staubblätter mit denjenigen von Hybriden hat schon Juel den Schluß gezogen, daß *A. alpina* eine Hybride sein könnte. Auf Grund der Überprüfung morphologischer Merkmale, der horizontalen und vertikalen Verbreitung, sowie der Blütezeit der im Verbreitungsgebiet der *A. alpina* vorkommenden weiteren Arten hat er als ihre Eltern vor allem *A. dioica (L.) Gärtn.*, *A. carpathica (Wg.) Bl. u. Fing.* und *A. monocephala (Torr. et Gr.) DC.* vermutet.

3. Die Feststellung ovoapogamer und befruchtungsbedürftiger Formen von *Chara crinita* regt zur Prüfung der Frage an, ob nicht auch innerhalb des als *A. alpina* zusammengefaßten Formenkreises noch eine normal geschlechtliche Form mit einfacher Chromosomenzahl und beiden Geschlechtern neben den apogamen Formen mit verdoppelter Chromosomenzahl existiert.

4. Für die apogamen Formen von *A. alpina* ist außer der von Juel angenommenen Elternkombination auch noch die Entstehung als metrokliner oder intermediärer Bastarde zwischen einer ursprünglich befruchtungsbedürftigen *A. alpina* und einer oder mehreren der von Juel als Eltern aufgefaßten anderen Arten denkbar.

5. Für die noch jetzt stellenweise auftretenden männlichen Pflanzen von *A. alpina* kommen neben der Entstehung als Rückschläge aus apogam entstandenen Früchten auch die beiden nachfolgenden Möglichkeiten in Frage:

a) Erhaltung männlicher Exemplare der $F_1$-Bastard-Generation infolge steter vegetativer Propagation.

b) Innerhalb gemischter Populationen von befruchtungsfähigen und apogamen Individuen der *A. alpina* und anderen an der Bastardbildung beteiligten Arten könnte der zur Apogamie führende Bastardierungsvorgang stets wieder von neuem erfolgen und so in der entstehenden Nachkommenschaft auch immer wieder das Auftreten von einzelnen männlichen Individuen des metroklinen Bastardes möglich sein.

6. Die meisten Arten aus den Gruppen der *Alpinae, Pubescentes, Vulgares* und *Calycinae* der *Eualchemillae* sind ovoapogam, ausnahmsweise tritt bei ihnen auch Aposporie auf. Eine Ausnahme von

diesem Verhalten machen von ca. 40 untersuchten Arten nur die *A. pentaphylla* sowie einige Arten der *Alpinae*, im besonderen die hochalpinen *A. glacialis* und *gelida*. Diese weisen gleich der zur Untergattung *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* normal entwickelten und keimungsfähigen Pollen auf. Ihrer Embryosackentwicklung geht ebenfalls eine richtige Reduktionsteilung voraus, und die ganze Entwicklung findet mit normalem Wechsel zwischen Sporenbildung mit Reduktion und Zygotenbildung durch Befruchtung der Eizellen statt.

7. Einige Alchemillen, die von Buser als Bastarde zwischen der normalgeschlechtlichen *A. pentaphylla* einerseits und *A. glacialis* und *gelida* anderseits aufgefaßt wurden, so z. B. *A. gemmia Bus.* und *A. sabauda Bus.*, weisen nach Strasburger nur unvollkommenen Blütenstaub auf. Ihre Samenanlagen sind meistens stark verbildet, normale Embryosäcke selten, die wenigen Fälle von Keimbildung erfolgen apogam. Sofern die Angaben Busers und Strasburgers sich völlig decken, sind *A. gemmia* und *sabauda* Formen, die als apogame Bastarde zwischen geschlechtlich potenten Arten entstanden sein müssen.

8. Viel einfacher als durch die Strasburgersche Annahme, daß sich im Subgenus der *Eualchemillae* die Neigung zur Apogamie wiederholt eingestellt habe, unabhängig in verschiedenen Arten, und auch in den sexuell potenten Arten der *A. alpinae* bereits latente apogame Anlagen vertreten seien, die bei der Bastardierung aktiv werden, sind die Befunde innerhalb der Alchemillen durch die Hypothese zu erklären, daß die artfremde Befruchtung selbst Ursache der Entstehung dieser apogamen Bastarde ist und nicht nur *A. gemmia* und *A. sabauda*, sondern auch alle anderen apogamen Alchemillen als Artbastarde aufzufassen sind.

9. Apogamie und Aposporie sind in der arten- und formenreichen Gattung *Hieracium* außerordentlich verbreitet. Die Arten der drei Subgenera von *Hieracium* verhalten sich in bezug auf Fortpflanzung verschieden. Neben Formen mit durchaus normalgeschlechtlicher Fortpflanzung kommen absolut und teilweise apogame Formen vor.

10. Die befruchtungsbedürftigen Eizellen der teilweise apogamen Hieracien setzen nicht nur bei legitimer Bestäubung, sondern auch bei Kreuzung entwicklungsfähige Samen an.

11. Bei Kreuzung von zwei teilweise apogamen oder einer teilweise apogamen Form als Mutterpflanze mit einer völlig fertilen Form verhält sich das elterliche Merkmal der Apogamie in der Nachkommenschaft verschieden. Neben Bastarden, die wie die Eltern wieder teilweise apogam sind, können auch obli-

gat apogame Bastarde und ferner völlig sterile Formen entstehen.

12. Da bei allen Kreuzungsversuchen Ostenfelds mindestens der eine Elter teilweise apogam war, ist verständlich, daß das Wiederauftreten der Apogamie bei einem Teil der Bastarde als Übertragung der Tendenz zur Apogamie durch die Gameten aufgefaßt wurde. Der Umstand aber, daß andere der durch diese Kreuzungen entstandenen Bastarde gänzlich steril waren, spricht mehr für die Hypothese, daß Sterilität und Apogamie dieser *Hieracium*-Bastarde als Folge der Bastardierung auftreten, resp. durch die erneute Mischung von heterogenen Gameten verstärkt werden.

13. Eindeutige Resultate im Sinne der Bastardhypothese sind nur von Bastardierungen zwischen völlig normalgeschlechtlichen Hieracien zu erwarten. Als günstiges Versuchsobjekt kommt vor allem der Formenkreis des *Hieracium umbellatum* in Frage. Neben zahlreichen normal sexuellen Formen gehört demselben auch eine völlig apogame Form an, welche in ihrem Habitus keine Unterschiede gegenüber den normal sexuellen Formen aufweist und wahrscheinlich als metro- oder patrokliner Bastard zu deuten sein wird.

14. Nach den Befunden bei *Hieracium* und *Thalictrum* ist zu erwarten, daß Artkreuzung nicht nur zur Bildung von Bastarden mit obligat apogamer Fortpflanzung, sondern auch zur Bildung von partiell apogamen Bastarden führen kann, die wenigstens einen Teil ihrer Eizellen haploid und damit befruchtungsfähig und -bedürftig ausbilden. Hinsichtlich der Erblichkeitsverhältnisse teilweise apogamer Formen ist zu erwarten, daß ihre haploiden Eizellen bei legitimer Bestäubung mit ebenfalls entwicklungsfähigem, haploidkernigem Pollen wiederum normal geschlechtliche Pflanzen ohne „parthenogenetische“ Samenanlagen liefern werden, während die aus ihren apogamen Eizellen hervorgehenden Pflanzen apogam bleiben oder wiederum in apogame und befruchtungsfähige Formen aufspalten.

Achtes Kapitel.

# Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hybrider Angiospermen.

In den vorstehenden Kapiteln ist gezeigt worden, daß obligat apogame Gametophyten im ganzen Pflanzenreich wahrscheinlich immer diploid oder polyploid sind. Es hat sich ferner ergeben, daß Apogamie besonders in solchen Verwandtschaftskreisen häufig ist, die nicht nur polymorph sind, sondern auch zahlreiche schon bisher als Bastarde aufgefaßte Formen enthalten. In einigen Fällen schließlich ist Entstehung apogamer Formen durch Bastardierung sogar schon nachgewiesen oder doch sehr wahrscheinlich gemacht worden. Zur weiteren Begründung unserer Hypothese sollen im nachfolgenden die apogamen Pflanzen nach möglichst vielen Gesichtspunkten mit fertilen und sterilen Artbastarden verglichen werden. Vor allem ist ein eingehender Vergleich der Apogamen mit den sterilen Bastarden wichtig, die ebenfalls einen Verlust ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung erlitten haben. Leider muß sich diese Parallele beim heutigen Stande unserer Kenntnisse fast ganz auf die Angiospermen beschränken. Einleitend sei der Vergleichung zwischen Apogamen und Bastarden eine kurze Orientierung über Entstehung und Häufigkeit, sowie die Fortpflanzungs- und Vererbungsverhältnisse der Artbastarde vorausgeschickt. Ich folge darin in der Hauptsache den einschlägigen Kapiteln von Darwins „Entstehung der Arten“ (1859, S. 319), der „Mutationstheorie“ von de Vries (II, 1903), sowie der neueren Vererbungsbücher von Baur (1914) und Lang (1914a), soweit sich diese auf die Verhältnisse bei den Angiospermen beziehen.

## 1. Bisherige Befunde über Entstehung, Häufigkeit, Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung von Artbastarden.

Kreuzungen zwischen Individuen, die nicht zur gleichen Spezies gehören, sind sowohl im Tierreich wie im Pflanzenreich aus den verschiedensten Stämmen und Abteilungen bekannt. In größter Zahl sind natürliche Bastarde bei den Angiospermen festgestellt worden und seit den grundlegenden Versuchen von

C. F. Gärtner (1849) sind von Botanikern und speziell auch in der gärtnerischen Praxis eine große Zahl von Art-Bastarden künstlich erzeugt worden[1]).

Als Anhaltspunkt über die Häufigkeit der Artbastarde bei den Angiospermen diene der Hinweis, daß das „Systematische Verzeichnis der bekannteren Pflanzenmischlinge" in dem wertvollen Werke Fockes (1881) den Bastarden der Angiospermen nicht weniger als 417 Seiten widmet, während die damals vorliegenden Angaben über Bastarde von Gymnospermen, Pteridophyten und Moosen noch kaum 10 Seiten füllten. Trotz der verhältnismäßig großen Leichtigkeit, mit der sich in vielen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen Arten derselben Gattung, in einzelnen Fällen auch solche verschiedener Gattungen künstlich kreuzen lassen, sind die meisten Artbastarde in der Natur nicht gerade häufig. Der Ursachen hierfür sind sehr viele. Zum Teil sind es rein äußere Verhinderungsgründe, welche zur Folge haben, daß zwischen oft nahe verwandten Sippen und Arten keine Kreuzungen erfolgen. Als solche sind festgestellt:

Räumliche oder geographische Isolierung. Die Wohn- oder Standorte kreuzungsfähiger Arten sind derart verschieden, daß es nicht zu einer Kreuzung kommen kann.

Zeitliche Isolierung. Die Blütezeit zusammenwohnender Arten fällt verschieden, von zwei Spezies blüht z. B. die eine am Tage, die andere in der Nacht, die eine im Frühjahr, die andere im Sommer usw.

Verschiedene Organisationsverhältnisse der Blüten und Anpassung an die Bestäubung durch verschiedene Insekten.

Die äußeren Hemmnisse der geschlechtlichen Vereinigung brauchen in keiner Weise Hemmnisse für den eigentlichen Befruchtungsvorgang zu sein. Durch künstliche Bestäubung sind schon oft auch solche Varietäten oder Arten mit Leichtigkeit fruchtbar gekreuzt worden, die in der freien Natur aus diesen oder jenen äußeren Ursachen gewöhnlich keine Hybriden bilden. Vielfach genügt es schon, kreuzungsfähige Arten verschiedener Standorte zusammen zu kultivieren, um reichliche Bastardbildung zu erhalten. So berichtet Wettstein (1908, S. 369) über die Entstehung von Hybriden in der polymorphen Gattung *Sempervivum:* „Wenn irgend wo an einem natürlichen Standorte zwei Arten derselben Gattungs-

[1]) Als erster künstlich erzeugter Artbastard gilt die von Kölreuter 1760 ausgeführte Kreuzung *Nicotiana rustica* × *paniculata*, der bald nachher *Nicotiana transsylvanica* × *glutinosa* nachfolgte. An diesen Bastarden konnte Kölreuter bereits alle die wichtigen Eigenschaften feststellen, welche seither als charakteristisch für Artbastarde erkannt worden sind, nämlich: Intermediäre Stellung zwischen den Eltern, große vegetative Üppigkeit und völlig verlorene oder stark herabgesetzte Fertilität.

sektion zusammentreffen, kann man mit ziemlicher Sicherheit auf die Auffindung hybrider Pflanzen rechnen; die Kollektionen der meisten Gärten stellen ein Gemisch der mannigfaltigsten Bastarde dar. Ich habe zur Sicherstellung der hybriden Natur vieler solcher Formen zahlreiche Bastarde durch künstliche Kreuzung erzielt und auch bei diesem Anlasse die Leichtigkeit der Bastardierung konstatieren können.“ In anderen Verwandtschaftskreisen, in denen natürliche Bastarde fast niemals in größerer Individuenzahl gefunden werden, ist es möglich, im künstlichen Versuch die natürlichen Hemmnisse der Bastardierung zu beheben. In anderen Fällen aber gelingt es auch dem erfahrenen Experimentator nicht, Bastarde zwischen zwei Spezies zu erzielen, oder es führen unter einer sehr großen Anzahl von Versuchen nur wenige, von den beiden zwischen zwei Spezies denkbaren reziproken Kreuzungen häufig auch nur die eine zum Ziel.

Die inneren Ursachen für die Unmöglichkeit einer Kreuzung sind nicht immer bekannt. Vielfach sind es kleine chemische Verschiedenheiten, die zur Folge haben, daß die Keimung des Pollens auf der artfremden Narbe ausbleibt, die Pollenschläuche den Weg zu den Eizellen nicht finden oder die Spermakerne nicht in die Eimembran eindringen können. Für verschiedene, scheinbar ergebnislos bleibende Kreuzungen hat die entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchung auch eine Vereinigung der Sexualzellen festgestellt. Die frühzeitige Degeneration der entstehenden Embryonen und damit der Mißerfolg der Kreuzung kann darauf beruhen, daß die normalen chemischen Wechselbeziehungen zwischen Eizelle und Spermasubstanzen gestört sind, oder die beiden beim Befruchtungsprozeß zusammengetretenen Chromosomensätze sich nicht zu einer sich dauernd bewährenden diploiden Chromosomengarnitur zu vereinigen vermögen.

Im allgemeinen hat der Grad der systematischen Verwandtschaft Einfluß auf das Gelingen einer Kreuzung. Spezies, die einander morphologisch sehr nahestehen, sind meistens kreuzbar. Sind die Differenzen zwischen zwei Arten zahlreich, gehören sie verschiedenen Sektionen einer Gattung oder verschiedenen Gattungen an, so sind sie in der Regel nicht kreuzbar. In Gattungen, welche wie *Nicotiana*, *Dianthus*, *Salix* besonders viele Bastarde aufweisen, sind in der Regel die sich leicht kreuzenden Arten auch nahe verwandt. Immerhin fehlen weder in der freien Natur, noch unter den experimentell erzeugten Angiospermen-Bastarden solche zwischen Arten verschiedener Gattungssektionen, ja zwischen Arten aus recht verschiedenen Gattungen. Es ist also wahrscheinlich, daß ähnlich wie für das Zustandekommen von Transplantationen, Pfropfungen usw. auch der Erfolg der Kreuzung nicht direkt der systematischen Verwandtschaft parallel geht.

Auch wenn die Übereinstimmung zweier Arten zur gegenseitigen Befruchtung ausreicht, ist, wie de Vries (1903, S. 55) schreibt, das Leben des Bastardes noch keineswegs gesichert. Manche sterben als Keime innerhalb der unreifen Frucht. Das ist z. B. von Strasburger für die hybriden Keime von *Orchis Morio* nach Befruchtung mit *Orchis fusca* angegeben worden. Andere werden zu jungen Pflänzchen, sind aber zu schwach, um sich zu entfalten und gehen, wie zahlreiche von de Vries zwischen *Oenothera Lamarckiana* und *O. muricata* erhaltene Bastarde, in den ersten Wochen nach der Keimung zugrunde. Wieder andere erfolgreiche Kreuzungen führen stets zur Bildung schwach entwickelter Bastarde, offenbar, weil die heterogenen Merkmale der beiden Arten nicht zueinander passen. So hat z. B. Baur aus der Kreuzung zwischen *Abutilon striatum* und *A. arboreum* sonderbar verkümmerte, langsam wachsende Pflanzen mit absonderlich gekrümmten, unsymmetrischen Blättern bekommen. In gewissen Fällen wieder wachsen einzelne kräftigere Individuen weiter, während andere, schwächere zugrunde gehen. Dies führt bei zweihäusigen Pflanzen bisweilen dazu, daß die männlichen Keimlinge eingehen, während von den kräftigeren Weibchen einige sich bis zur Blüte entfalten. Schließlich fehlt es aber nicht an Bastarden, die ebenso kräftig wie ihre Eltern entwickelt sind, oder ihre Stammarten sogar beträchtlich an Größe und an Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse übertreffen.

Allgemein verbreitet ist die Kenntnis, daß Bastarde zwischen spezifisch verschiedenen Arten in ihren Fortpflanzungs- und Erblichkeitserscheinungen von reinen Arten und Bastarden zwischen Sippen derselben Art stark abweichen. Beruht bei den daraufhin gründlich untersuchten Angiospermen die große Mehrzahl der Unterschiede zwischen den verschiedenen Sippen einer Spezies auf mendelnden Erbeinheiten, die nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, so gestalten sich, soweit nach dem bisherigen Stande der Vererbungslehre geschlossen werden darf, die Vererbungserscheinungen in der Nachkommenschaft von Artbastarden wahrscheinlich verschieden.

Auf Grund der züchterischen Erfahrungen von Kölreuter, Gärtner usw. galt als Regel, daß Artbastarde in der heterozygoten $F_1$-Generation zwar mehr oder weniger intermediär[1]), aber nicht uniform, sondern multiform seien, d. h. durch mehrere bis viele

[1]) Eine exakte experimentelle Analyse der sog. „intermediären" Vererbung bei Artbastarden ist deswegen außerordentlich schwierig, weil, wie Lang (1914a, S. 119) ausführt, 1. die beiden gekreuzten Elternformen meist durch dermaßen zahlreiche, oft fein vermischte und bisweilen stark fluktuierende Merkmale verschieden sind, daß es fast unmöglich ist, jedes Merkmal zu unterscheiden und im Auge zu behalten und man bei der Beurteilung des Bastardes auf die Beurteilung des Habitus angewiesen ist, und 2. viele Artbastarde untereinander unfruchtbar sind und auch Rückkreuzungen nur schwer gelingen

ineinander übergehende Ausprägungen der beiden elterlichen Typen repräsentiert sein könnten. Mit der Annahme dieser sog. Pleiotypie der Artbastarde war bis vor kurzem auch die Anschauung verbunden, daß viele intermediäre Artbastarde in den späteren Generationen konstant blieben. So schrieb z. B.

*a* *b* *c*

Fig. 81. „Intermediärer" Artbastard und seine Eltern. *a Antirrhinum majus; b A. molle; c* $F_1$-Bastard *A. molle* × *A. majus.* Nach Baur (1914, Fig. 71 und 73).

de Vries (1903, S. 57): „Die Erfahrung lehrt aber, daß die Kinder der Hybriden in diesen Fällen nicht jene Mannigfaltigkeit der Typen, nicht jene Spaltungen aufweisen, welche für die Varietätbastarde charakteristisch sind. Sie pflegen alle einander und ihren Eltern, den anfänglichen Bastarden, gleich zu sein, und diese Konstanz er-

hält sich im Laufe der Generationen. Demzufolge entstehen Bastardrassen, welche, abgesehen von der etwas verminderten Fertilität, von echten Arten kaum zu unterscheiden sind".

Nach der Aufzählung einiger in der freien Natur, anderer in Gärten aufgetretener oder künstlich erzeugter Beispiele solcher Bastardrassen schreibt er weiter: „Gar häufig werden solche Hybriden geradezu als Arten beschrieben, einerseits weil sie aus Samen sich ohne jegliche Abweichung zu wiederholen pflegen, und anderseits, weil in den systematischen Werken häufig den elementaren Arten keine ausreichende Berücksichtigung zuteil wird, und die Unterscheidung solcher von den Bastardrassen oft keineswegs leicht ist". Auch A. Lang hielt noch 1909 (S. 58) intermediäre Stellung, Pleiotypie und Konstanz für die charakteristischen Erscheinungen bei sexuell entstehenden Artbastarden.

Neuere Untersuchungen einer ganzen Anzahl von Vererbungsforschern, die 1909 mit denjenigen von Correns an *Mirabilis*-Arten einsetzten, haben in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen bei Artkreuzungen Uniformität der $F_1$-Generation, und Multiformität der $F_2$-Generation festgestellt. A. Lang formuliert die Ergebnisse dieser Untersuchungen (1914a, S. 122) wie folgt:

1. Bei Artkreuzungen fällt die $F_1$-Generation, unter der Voraussetzung, daß die zur Kreuzung benutzten Individuen der Elternarten vollkommen homozygotisch waren, uniform aus und ist in der äußeren Gesamterscheinung mehr oder weniger intermediär.

2. Die $F_2$-Generation von Artbastarden spaltet in Riesenpopulationen, wie sie zur Beurteilung der Vererbungsverhältnisse bei kompliziertem Polyhybridismus unbedingt notwendig sind, in ungeheuer komplizierter Weise auf. Sie ist bei außerordentlicher Multiformität in allen erdenklichen Nuancen und Spielarten vertreten, doch so, daß weitaus die große Mehrzahl ihrer Individuen den Typus der mehr oder minder intermediären $F_1$-Generation zur Schau tragen wird. Patrokline und metrokline Typen werden um so seltener vertreten sein, je stärker patroklin bzw. metroklin sie sind. „Die beiden reinen großelterlichen Speziestypen werden in vollkommener Reinheit wohl überhaupt nicht auftreten, denn wenn sie sich auch nur in 12 Faktoren unterscheiden, eine für Artdifferenzen im allgemeinen wahrscheinlich geringe Zahl, so ist in der $F_2$-Generation durchschnittlich erst auf rund 17 Millionen Individuen das Auftreten eines Exemplars der beiden komplet homozygotischen Stammformen zu erwarten. Kleine $F_2$-Populationen von einhundert oder einigen hundert Individuen werden durchaus den intermediären Charakter der $F_1$-Generation zur Schau tragen, d. h. in den gewöhnlichen Fällen wird dem Züchter die

intermediäre Bastardform als ziemlich konstant erscheinen."

Auch Baur hält, vor allem wohl auf Grund seiner eigenen eingehenden Versuche über Artkreuzung[1]), die Annahme der Entstehung konstant bleibender, intermediärer Artbastarde in ihrer Verallgemeinerung sicher als falsch. Er empfiehlt alle Angaben über sofort konstante, d. h. nicht spaltende Speziesbastarde nur mit der größten Skepsis aufzunehmen, um so

Fig. 82. Verschiedene Individuen aus $F_2$ der Kreuzung *A. majus* × *A. molle* zur Demonstration der Mannigfaltigkeit in Wuchs, Verzweigung, Blatt- und Blütengröße usw. Nach Baur (1914, Fig. 74).

mehr, als die neueren Untersuchungen es durchweg wahrscheinlich gemacht hätten, daß Vererbung nach den Spaltungsgesetzen auch für die Unterschiede zwischen vielen sehr stark verschiedenen

[1]) Seine Versuche mit *Antirrhinum* ergaben, daß sich *A. majus* und *A. molle* leicht kreuzen lassen und völlig fruchtbare Bastarde ergeben. Nach seinen Befunden (1911), die später von Lotsy (1912) bestätigt und erweitert worden sind, entstehen durch Kreuzung der genannten *Antirrhinum*-Arten in $F_1$ ausgesprochene Kompromißbildungen, wobei die beiden reziproken Kreuzungen die gleichen Resultate ergeben. Alle Individuen sind einander sehr ähnlich, wirkliche Uniformität existiert aber nicht.

$F_2$ ist in jeder Beziehung erstaunlich verschiedenartig in bezug auf Wuchsform, Blattform, Behaarung, Blütengröße und -form, ebenso in bezug auf physiologische Eigenschaften, wie Selbststerilität, Brüchigkeit des Stengels usw. Nach Baurs Feststellungen überschreitet die Formenmannigfaltigkeit die Grenzen der beiden Stammarten ganz beträchtlich und es treten Blütenformen in die Erscheinung, die weder bei *Antirrhinum molle* noch bei *A. majus*, ja überhaupt bei keiner *Antirrhinum*-Spezies, sondern nur in anderen Scrophulariaceen-Gattungen vorkommen.

Spezies erfolge. Er teilt daher (1914, S. 217) die Artbastarde nach Vererbung und Fortpflanzung in drei Gruppen:

1. Artbastarde, hervorgehend aus Arten, die bei der Kreuzung zunächst in $F_1$ eine Kompromißbildung eingehen und hierauf in $F_2$ infolge der Vielzahl selbständiger Faktoren in so ungemein komplizierter Weise aufspalten, daß bis jetzt eine genaue zahlenmäßige Analyse nicht möglich geworden ist.

2. Spezieskreuzungen mit völlig abweichenden Vererbungserscheinungen, im besonderen mit anderem Verhalten der $F_2$-Generation (Beispiel: verschiedene *Oenothera*-Bastarde, deren Vererbungserscheinungen es sehr wahrscheinlich machen, „daß hier bei den Bastarden und wohl auch schon bei manchen ‚Arten' die Eizellen und Pollenkörner erblich völlig verschieden von einander sind").

3. Spezieskreuzungen mit Bildung ganz oder teilweise steriler, d. h. nicht fortpflanzungsfähiger $F_1$-Bastarde. Bei den Bastarden dieser dritten Kategorie sind, wie bei den fertilen Bastarden, in der Regel im Verlaufe der vegetativen Entwicklung keine Störungen oder Mißbildungen sichtbar. Dagegen produzieren sie keine normalen Sexualzellen mehr und sind infolge dessen ganz oder teilweise steril.

Von besonderer Bedeutung für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie sind Entstehung und Verhalten der sterilen Artbastarde. Im Tierreich und im Pflanzenreich kommen bei Kreuzungen zwischen verschiedenen Einheiten des Systems alle nur denkbaren Abstufungen zwischen Fruchtbarkeit und Sterilität vor. Vollkommene Fruchtbarkeit liegt dann vor, wenn Kreuzung verschiedener Arten gesunde Nachkommen in normaler Zahl ergibt, welche sich ihrerseits wieder untereinander und in ihrer ganzen Nachkommenschaft als normal fruchtbar erweisen. Vollkommen sterile Bastarde setzen weder bei Bestäubung untereinander, noch bei Rückkreuzung mit den Eltern entwicklungsfähige Samen an.

Im allgemeinen nimmt die Fruchtbarkeit der Bastarde mit dem Grade der systematischen Verwandtschaft ab. Morphologisch nahestehende Arten geben zumeist fertile, wenig verwandte Spezies dagegen teilweise oder ganz sterile Bastarde, so daß also im allgemeinen häufig und leicht entstehende Bastarde eher fertil, ausnahmsweise oder doch nur selten zustande kommende Bastarde eher steril sind. Doch erwähnt schon Darwin (1868, II. S. 241), daß auch Fälle bekannt sind, „wo Spezies mit Leichtigkeit gekreuzt werden können, aber außerordentlich sterile Bastarde ergeben, und umgekehrt andere, welche nur mit großer Schwierigkeit gekreuzt werden können, aber ziemlich fruchtbare Bastarde produzieren".

Die Sterilität der Artbastarde[1]) äußert sich in sehr verschiedener Weise. In der Regel blühen die Bastarde früher und reichlicher als die Elternarten. Einzelne seltene Ausnahmen, z. B. manche *Rhododendron-* und *Epilobium*-Bastarde (vgl. Jost, 1913, S. 516), zeigen dagegen überhaupt keine Neigung zum Blühen. Bei Hybriden mit eingeschlechtlichen Blüten, nach Focke (1881, S. 478) z. B. bei *Cucurbitaceae* und *Begonien*, fallen die männlichen Blüten oft schon im Knospenzustande ab. Andere Artbastarde werfen ihre Blüten nach Beginn der Anthese mit Kelch und Stiel unverwelkt ab und wiederum bei anderen welkt die Krone erst nach viel längerer Dauer als bei den Stammarten, während der Fruchtansatz ausbleibt oder sich nur kümmerliche Früchte bilden.

In den Blüten vieler Bastarde sind Verkümmerung und Mißbildungen innerhalb Androeceum und Gynoeceum häufig.

Die Antheren bleiben vielfach klein und öffnen sich nicht. Die gewöhnlichste Folge des hybriden Ursprungs ist aber eine mangelhafte Ausbildung der Pollenkörner. Entweder bleiben die Antheren taub und enthalten zur Zeit der Anthese überhaupt keinen Blütenstaub oder dieser besteht, wie im folgenden Abschnitt eingehend an Beispielen darzulegen sein wird, nur aus kleinen, pulverigen, bei Anfeuchtung nicht quellenden Körnern von ungleicher Form und Größe, denen hie und da eine größere oder kleinere Zahl wohlgebildeter, keimfähiger Körner beigemischt sind. Die Leistungsfähigkeit der weiblichen Organe ist in der Regel nicht so sehr geschwächt als diejenige der männlichen Organe. Doch bringen viele derselben niemals Früchte oder nur solche mit wenigen und zudem häufig verkümmerten oder doch nicht keimfähigen Samen hervor.

Von ganz besonderer Bedeutung aber ist, daß es sich bei der Abnahme der Fruchtbarkeit nur um die geschlechtliche Fortpflanzung handelt. Die vegetative Vermehrung wird davon nicht berührt. Einzelne Artbastarde lassen sich, wie auch Baur anführt, vegetativ durch Stecklinge, Ausläufer usw. leicht vermehren, und tun es vielfach auch spontan. Eine solche Erhaltung steriler Bastarde ist in den höheren Tierstämmen nicht möglich und deswegen hebt Lang (1914a, S. 128) in seiner Besprechung der Abnahme der Fruchtbarkeit bei Bastarden auch besonders hervor: „Was die vegetative Vermehrung anbetrifft, so weiß man für manche pflanzlichen Artbastarde (und nur für solche), daß dieselbe in keiner Weise geschwächt erscheint".

[1]) Eine eingehende Analyse des Sterilitätsproblems, speziell nach der physiologischen Seite, gibt Sirks (1917) in seiner Studie „Stérilité, auto-inconceptibilité et différentiation sexuelle physiologique". Sie konnte an dieser Stelle leider nicht mehr berücksichtigt werden.

Die vegetative Vermehrung steriler Bastarde kann zur Entstehung von Sippen mit ausschließlich apomiktischer Vermehrung führen und trägt mit dazu bei, daß Artbastarde für die Formenbildung im Pflanzenreich von ungleich größerer Bedeutung sind als im Tierreich. Ihr Anteil an der Zusammensetzung der Pflanzenwelt wird noch wesentlich erhöht, wenn der Nachweis gelingt, daß auch zahlreiche weitere Pflanzen mit ausschließlich apomiktischer Fortpflanzung, darunter die ooapogamen Angiospermen, ebenfalls hybriden Ursprungs sind.

## 2. Bedeutung des heterozygotischen Charakters der Kerne für die somatische und generative Entwicklung der Hybriden.

Es ist naheliegend, zu prüfen, ob die Vorstellungen, die man sich von den Ursachen der Bastardsterilität gemacht hat, auch geeignet sind, zur Stütze unserer Hypothese über die Ursachen der Apogamie herangezogen zu werden. In der nachfolgenden kurzen Darstellung der bisherigen Ansichten über die Ursachen der Bastardsterilität verzichte ich auf eine Wiederholung der nun wohl schon allgemein bekannten Darlegungen über die cytologischen Grundlagen der Befruchtung, die Doppelnatur der aus dem Zygotenkern hervorgehenden Kerne und der mit der numerischen Reduktion der Chromosomen einhergehenden qualitativen Spaltung. Wie weit diese Probleme zur Erklärung der Sterilität von Bastarden herangezogen werden können, geht aus den einläßlichen Diskussionen, z. B. bei Häcker (1912, S. 218), Goldschmidt (1913), Hertwig (1912, S. 376) auf zoologischer Seite, derjenigen Tischlers (1907 und 1908) auf botanischer Seite hervor. Ich begnüge mich hier mit der Wiedergabe einiger Argumentationen Tischlers.

Der Einfluß des heterozygotischen Ursprungs einer Keimzelle auf den Verlauf ihrer weiteren Entwicklung ist offenbar je nach dem Verwandtschaftsgrade der beiden Eltern verschieden. Damit eine gedeihliche Entwicklung der Keimzelle möglich ist, müssen die den Gameten der beiden Eltern innewohnenden Entwicklungstendenzen zusammenpassen. Die beiden Sexualzellen müssen, wie der fachtechnische Ausdruck lautet, aufeinander „abgestimmt“ sein. Nach Tischler (1907, S. 381 und 1908, S. 144) sind nun die Bastarde dann steril, wenn zu ihrer Bildung „zwei Sexualzellen zusammengetreten sind, die eine nicht identische Entwicklungsrichtung oder -Tendenz besitzen“. Dabei kann bei den einen Bastarden der bei der Fusion der Gameten ausgelöste Reiz zu gering, bei anderen zu groß sein. In beiden Fällen ist er nicht dermaßen ausgeglichen, daß eine normale Ontogenese möglich wäre. Diese „Harmonie-

störung" wird beim Eintritt des Individuums in den besonders „kritischen" Zeitpunkt der generativen Phase auch äußerlich dokumentiert durch die bei den Vorbereitungen oder im Verlaufe der Tetradenteilung auftretenden Unregelmäßigkeiten. Diese tragen nach Tischlers Ansicht zur Unfruchtbarkeit der Bastarde bei, brauchen aber, wie er annimmt, ihre Weiterentwicklung noch nicht auszuschließen. Er betrachtet die im Verlaufe der Tetradenteilung auftretenden Unregelmäßigkeiten daher auch nicht, wie Juel, Häcker und andere angenommen haben, als besonderes Charakteristikum der Bastardnatur. Dagegen scheint ihm zu sprechen, daß dieselben cytologischen Bilder wie bei ganz oder teilweise sterilen Hybriden auch bei der Pollenentwicklung mutierender Pflanzen, beim Übergang von Spezies zur Monözie oder Diözie und bei Kulturpflanzen (vgl. Tischler, 1908, S. 144) gefunden worden sind. Bei all diesen Pflanzen scheint ihm ein gemeinschaftlicher Grund vorhanden zu sein, der sie hindert, ihre normale Ontogenie zu durchlaufen. „Ihr Idioplasma ist wohl in allen Fällen so erschüttert, daß eine harmonische Entfaltung aller Organe nicht mehr möglich ist und eine völlige Akkommodation an die Verhältnisse, unter denen sie leben, nicht mehr von ihnen vorgenommen werden kann."

Diese Auffassung Tischlers ist nicht allerseits als stichhaltig anerkannt worden. Vielfach wurden in der Literatur auch direkt entgegengesetzte Schlüsse gezogen. Aus den cytologischen Befunden bei Mutationen[1]) und bei Kulturpflanzen[2]) z. B. hat man auf deren Bastardnatur geschlossen.

[1]) So hat u. a. Gates (1911) die Ansicht vertreten, daß die mutierende *Oenothera Lamarckiana* hybriden Charakter besitze, die Bildung einzelner ihrer Mutanten allerdings nicht als bloße Bastardspaltung oder durch Annahme eines Verlustes von Charakteren erklärt werden könne, sondern als Ausdruck stark gestörter oder unstabiler Bedingungen im Keimplasma gelten müsse. Er ist allerdings nicht wie Davis (vgl. Lit. 1916 a und b) der Ansicht, daß *O. Lamarckiana* als einfacher Bastard zwischen zwei anderen amerikanischen Arten, wie z. B. *O. grandiflora* und *O. biennis* aufgefaßt werden könne, dagegen nimmt er an, daß in ihrer Aszendenz — vielleicht hunderte von Jahren bevor die Europäer nach Nordamerika kamen — Kreuzungen vorgekommen seien. Er glaubt auch, daß solche Kreuzungen wohl in der Aszendenz aller Angiospermen mit offen bestäubten Blüten angenommen werden müßten, bezweifelt in diesen Verwandtschaftskreisen die Existenz „reiner" Spezies und nimmt an, daß die Populationen jeder Spezies aus von Generation zu Generation wechselnden Kombinationen intermediärer Rassen zusammengesetzt seien.

[2]) Die Fragen nach Herkunft und Entstehung der meisten Kulturpflanzen sind nicht nur recht schwierige, sondern größtenteils wohl überhaupt nicht mehr lösbare Probleme. Für verschiedene Kulturpflanzen ist ein hybrider Ursprung, wenn auch nicht direkt nachgewiesen, so doch wahrscheinlich gemacht worden. Auf die Besprechung der cytologischen Befunde sowie der Fortpflanzungserscheinungen einzelner für solche Untersuchungen vielleicht besonders günstiger Kulturpflanzen wird in den Kapiteln XI bis XIV eingetreten werden.

Vielfach macht sich der Einfluß des heterozygotischen Ursprungs einer Keimzelle nicht erst in der Fortpflanzungssphäre, sondern schon bei der vegetativen Ausgestaltung des Bastardes geltend. Auch hier kann, nach den Ausführungen Tischlers, durch das Zusammentreffen nicht aufeinander angepaßter Kern- und Plasmamengen im Vorgang der artfremden Befruchtung der Entwicklungsrhythmus gestört sein und dadurch eine gedeihliche Entwicklung des aus der Keimzelle hervorgehenden Bastardes unmöglich werden.

Je nach den Eigenschaften der beiden Eltern wird der Mangel gegenseitiger Anpassung darin zum Ausdruck kommen, daß der Entwicklungsanstoß in dem einen Falle zu gering, in anderen Fällen zu stark ist. Ist er zu gering, so genügt er nicht mehr, um alle Organe des Keimes zur Entwicklung zu bringen. Die Zygote geht nach wenigen Teilungen ein, bleibt auf dem Stadium eines wenigzelligen Embryos stehen oder liefert die im vorigen Kapitel erwähnten schwächlichen oder wenigstens in der Jugend sehr zarten Pflanzen, welche dem Konkurrenzkampfe mit den stärkeren Eltern und anderen Florenelementen des Standortes nicht gewachsen sind und daher rasch wieder verschwinden. Ist dagegen der in der artfremden Bastardierung gegebene Entwicklungsanstoß zu stark, so wachsen die Pflanzen im Vergleich zu ihren Eltern mit viel größerer Kraft und werden in der Regel ungemein üppig und kräftig. Sie zeichnen sich, wie Focke (1881, S. 475) ausführt und mit Beispielen belegt, meistens durch Größe, Schnellwüchsigkeit, frühe Blühreife, Blütenreichtum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Größe einzelner Organe und ähnliche Eigenschaften aus. Schon Gärtner (1849, S. 526) hat der Luxuration der Bastarde ein besonderes Kapitel gewidmet, so daß unter Hinweis auf die von Gärtner und Focke mitgeteilten Tatsachen und Beispiele, die sich aus der neueren Bastardliteratur noch reichlich vermehren ließen, von der Anführung weiterer Daten abgesehen werden kann.

Es haftet also den Bastarden infolge ihrer Entstehung teils eine gewisse Lebensschwäche an, teils kommt ihnen eine ungewöhnliche Vegetationskraft zu. Indessen ist gerade die Verstärkung der Vegetationskraft nicht völlig aus den eigentümlichen Verhältnissen der Bastardzeugung zu erklären. Da luxurierende Bastarde oft unfruchtbar sind, so wurde früher vielfach der naheliegende Gedanke ausgesprochen, daß das Luxurieren darauf zurückzuführen sei, daß infolge des Ausbleibens der Bildung von Fortpflanzungszellen trophische Energie verfügbar bleibe und der kräftigen Entfaltung des Somas zugute komme. Daß aber größere vegetative Üppigkeit keineswegs eine Kompensation für verminderte sexuelle Fruchtbarkeit der Bastarde zu bilden braucht, ist gerade durch die

Erfahrung gestützt worden, daß viele der fruchtbarsten Mischlinge, wie *Datura*, *Mirabilis*, zugleich durch Riesenwuchs ausgezeichnet sein können, gewissermaßen im vegetativen Aufbau und zugleich in ihrer Fruchtbarkeit luxurieren.

Die vorstehenden Überlegungen über die Ursache des besonderen Entwicklungsverlaufes der fertilen und sterilen Bastarde haben fast ohne Einschränkung auch für die Entwicklung der apogamen Pflanzen Gültigkeit. Ein Teil derselben wird im besonderen denjenigen Bastarden zu vergleichen sein, bei welchen der durch die Bastardierung gegebene abnorme Anstoß zu einer ungewöhnlich starken Entwicklung veranlaßt. Diese Ansicht stützt sich allerdings erst auf den einen Fall der *Chara crinita*, bei welcher bis jetzt allein der Vergleich der haploiden geschlechtlichen mit der diploiden apogamen Form möglich ist. Hier ist die apogame Form wesentlich robuster gebaut als die geschlechtliche Pflanze. Ihre üppige vegetative Entwicklung und die reiche Sporenbildung sind schon früher von anderer Seite, zuerst von de Bary (vgl. S. 39), hervorgehoben worden und haben, wie nunmehr wahrscheinlich gemacht ist, an den meisten Standorten der Pflanze direkt zur Verdrängung der weniger widerstandsfähigen und sich langsamer und spärlicher vermehrenden Geschlechtsform geführt.

Für alle anderen apogamen Pflanzen ist zurzeit ein Vergleich mit den geschlechtlichen Formen, aus denen sie hervorgegangen sind, noch nicht möglich. Für einzelne derselben ist fraglich, ob ihre normal geschlechtlichen Eltern überhaupt noch vorhanden sind. Für andere sind sie zurzeit noch nicht bekannt oder wenigstens noch nicht isoliert. Dagegen kann schon jetzt festgestellt werden, daß einzelne apogame Angiospermen in vegetativer Hinsicht zum mindesten nicht schwächer entwickelt sind als geschlechtlich gebliebene Formen unter ihren nächsten Verwandten. Gerade für die *Alchemilla-*, *Hieracium-* und *Taraxacum*-Arten, sowie *Marsilia Drummondii*, also diejenigen Kreise, in welchen nach meiner Ansicht die geschlechtlichen Eltern apogamer Formen noch am ehesten gefunden werden dürften, ist besonders ersichtlich, daß viele apogame Formen in der Anzahl ihrer Individuen den geschlechtlichen Arten keineswegs nachstehen. Einzelne derselben, z. B. die *Taraxacum*-Arten, verdanken im Gegenteil der Üppigkeit ihrer vegetativen Entwicklung, der Leichtigkeit der vegetativen Vermehrung und im besonderen ihrer außerordentlich reichlichen und von der Witterung sozusagen unabhängigen Frucht- und Samenbildung die ungeheure Verbreitung und Individuenzahl, die diese Pflanzen bekanntlich auszeichnet.

Die Annahme eines hybriden Ursprungs der obligat apogamen Angiospermen läßt auch begreiflich erscheinen, daß mit der

ungestörten oder sogar geförderten vegetativen Entwicklung trotz des Geschlechtsverlustes keine Reduktion in der Ausbildung des Schauapparates und anderer Anlockungsmittel der Blüten stattgefunden hat und die völlig „nutzlos“ gewordenen Schließbewegungen der Blütenstände[1]), die Farbe der Blüten, die Form der Scheibenblüten, die Ausbildung reichlichen Pollens und sogar des Nektars, trotz des Geschlechtsverlustes bei den Apogamen völlig erhalten geblieben sind. Viel eher als durch die Annahme eines regressiven oder progressiven allmählichen Entwicklungsprozesses ist alles dies durch die Annahme einer plötzlichen, durch die Bastardierung bewirkten abweichenden Entwicklung in der geschlechtlichen Sphäre zu erklären. Bei dieser Entstehungsart der Apogamie kommen Zweckmäßigkeit und Unzweckmäßigkeit des Neuentstehenden wenig in Frage. Einzelne zufälligerweise entstehende Eigenschaften können sich dennoch günstig erweisen und die neuen Formen werden sich nicht nur durch die Leichtigkeit ihrer Samenbildung, sondern auch infolge anderer durch den Bastardcharakter bedingten Eigenschaften gegenüber den Eltern als für die Erhaltung und Ausbreitung besser geeignet zeigen.

### 3. Die Pollenentwicklung bei den apogamen und hybriden Angiospermen.

Ein Vergleich der Entwicklungsgeschichte von apogamen und hybriden Angiospermen zeigt uns zunächst große Ähnlichkeiten in den Vorgängen der Pollenentwicklung.

#### a) Anomalien im Verlauf der Pollenbildung bei apogamen Angiospermen.

Fast bei allen apogamen Phanerogamen läßt die Entwicklung des Pollens tiefgreifende Störungen erkennen. Einigermaßen normalen Pollen weisen wahrscheinlich nur *Thalictrum*, einige *Taraxacum*-Arten, sowie *Atamosco mexicana* (vgl. Pace, 1913, S. 377) auf, alle übrigen zeigen Pollendegeneration. Diese ist zuerst von Juel im Verlaufe seiner Untersuchung der ooapogamen *Antennaria alpina* festgestellt worden. Im einzelnen liegen die Verhältnisse in den seither beschriebenen weiteren Beispielen der Apogamie verschieden. Es muß genügen, an dieser Stelle Belege aus drei Gruppen von apogamen Angiospermen zu geben. Zunächst sei auf die Mitteilungen Murbecks und Strasburgers über die Pollenentwicklung bei den *Alchemilla*-Arten verwiesen.

[1]) Von den zahlreichen *Hieracium*- und *Taraxacum*-Arten z. B. wird meines Wissens in der Literatur nur für verschiedene Formen von *H. alpinum*, darunter z. B. für *H. alp. L. var. Halleri Vill.*, angegeben, daß ihre Blütenköpfe sich nicht mehr öffnen (Ostenfeld 1910, S. 247) und dennoch infolge ihrer Apogamie reichlich Früchte mit keimfähigen Samen erzeugen.

Die eingehende cytologische Untersuchung der Pollenbildung, die Murbeck (1901, S. 6) im besonderen bei *Alchemilla alpina* und *A. sericata* vornahm, ergab, daß nicht selten schon ein Teil der Urmutterzellen der Pollensäcke desorganisiert ist. Von den Pollenmutterzellen sterben gewöhnlich 20—50% im Dolichonemastadium ab. In den übrigen Mutterzellen beginnt die gewöhnliche Tetradenteilung, doch werden zahlreiche Mutterzellen angetroffen, deren Teilung in irgendeiner Weise unvollständig bleibt. Auch die aus scheinbar normal durchgeführter Tetradenteilung hervorgehenden sekundären Tochterzellen bleiben im allgemeinen in der Membran der Mutterzelle eingeschlossen. Diejenigen, die frei werden und junge Pollenkörner repräsentieren, kommen nie zur vollen Ausbildung. Es schien Murbeck sogar, als gelangten sie nicht einmal zu demjenigen Stadium der Entwicklung, auf welchem sich der Inhalt in generative und vegetative Zelle differenziert. Der Inhalt der Pollenkörner ist völlig desorganisiert, bevor die Blüte sich öffnet.

Bei *Alchemilla speciosa* und *A. alpestris* trat Tetradenteilung in fast jeder Mutterzelle ein. Der größere Teil der Pollenkörner starb aber ab, während sie noch ganz klein und einzellig waren. In anderen fand Murbeck den Inhalt in zwei Protoplasten geteilt und einzelne dieser letzteren Körner erreichten eine solche Entwicklung, daß er versucht war, sie als keimfähig zu betrachten. Auch Strasburger (1905, S. 96) gibt an, daß sich bei *A. speciosa* Synapsisstadium und Reduktionsteilung ohne sichtbare Störung vollziehen. Die Hemmungen setzen im allgemeinen erst später ein. Meistens gelingt es den jungen Pollenkörnern auch, sich voneinander zu sondern und sogar die Teilung in eine generative und eine vegetative Zelle durchzuführen. An dem von Strasburger untersuchten Material von *A. sericata* gingen die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde.

Bei der zur Untergattung *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* gelangt der Pollen zur vollen Entwicklung. Gekeimte Pollenkörner wurden von Murbeck in geeigneten Entwicklungsstadien auf der Narbe jeder Schnittserie gefunden, sowie Pollenschläuche auf ihrem Wege durch den Griffel, die Placenta und die Gewebe der Samenanlage bis zum Embryosack verfolgt.

Juel (1905) hat bei zwei nicht näher bestimmten Formen der Kollektivart *Hieracium silvaticum* (*L.*), sowie einer Form von *H. rigidum* (*Hn*) eine sehr mangelhafte Pollenbildung gefunden. „In der Knospe enthalten die Pollensäcke wenig dicht liegende Pollenkörner, die zwar verdickte Wände haben, aber doch kaum normal aussehen, und im übrigen ist der Raum mit einer Masse erfüllt, die aus Desorganisationsprodukten mit hie und da eingemischten kleinen dünnwandigen Zellen besteht.“ Bei dem normalgeschlechtlichen und

Bastarde liefernden *Hieracium umbellatum* dagegen waren die Pollensäcke mit wohlentwickelten Pollenkörnern dicht erfüllt und keine Zwischensubstanz vorhanden. Der Verlauf der Tetradenteilung erfolgte normal mit Reduktion, die Tetraden und ebenso die reifen Pollenkörner zeigten ein durchaus regelmäßiges Aussehen.

Bei der Untersuchung der Tetradenteilung von *Taraxacum* fand Juel (1905) in seinem Material nur ein einziges Blütenköpfchen mit guter Pollenbildung, welche die Feststellung der Chromosomenzahl erlaubte. Dagegen ergab sich, daß, im Gegensatz zu den Embryosackmutterzellen, in den Pollenmutterzellen dieses Köpfchens die Reduktion, allerdings mit zahlreichen Unregelmäßigkeiten, durchgeführt wurde. Im Verlauf der ersten Kernteilung der Pollenmutterzellen wurden große, dicke Chromosomen gebildet. „Ihre Spalthälften scheinen ziemlich fest zusammen zu haften, denn am Anfang der Metakinese werden sie gegen die beiden Pole gezerrt und in dünne Spitzen ausgezogen. Bei dieser Teilung dürften einzelne Tochterchromosomen oder kleinere Gruppen derselben auf Abwege geraten, denn überzählige kleine Tochterkerne werden sehr oft gebildet. Wahrscheinlich kommt es auch vor, daß ein oder mehrere Chromosomen ungeteilt in den einen Tochterkern gelangen, denn im zweiten Teilungsschritte sind oft die Chromosomenzahlen der beiden Kernspindeln verschieden.“ Aus diesen und anderen Angaben Juels geht hervor, daß auch bei *Taraxacum* die Pollenbildung schon in frühen

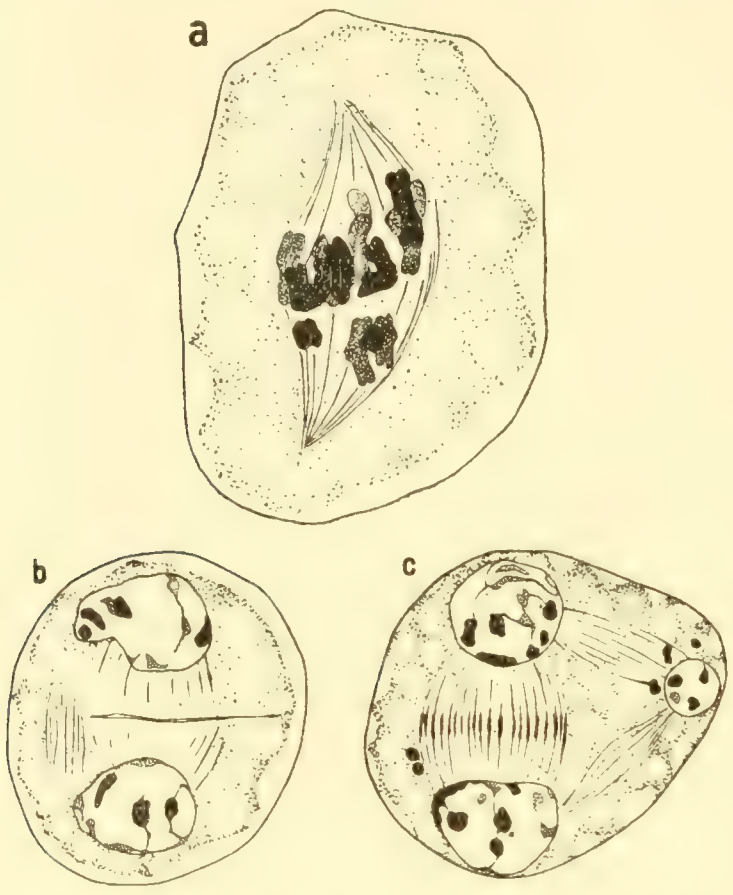



Fig. 83. Stadien aus dem Verlaufe der Teilung der Pollenmutterzellen des apogamen *Eupatorium glandulosum*. *a* Pollenmutterzelle mit Kern in Metaphase, teils gepaarte, teils ungepaarte Chromosomen; *b* und *c* zwei Telophasen nach der ersten Teilung, in *c* außer den beiden großen Tochterkernen auch ein Sonderkern, sowie einige frei gebliebene Chromosomen im Cytoplasma. Nach Holmgren (1916, Fig. 3, 5 und 6).

Stadien gestört ist und wenn es überhaupt so weit kommt, offenbar an der Durchführung der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen besonders große Schwierigkeiten findet. Ähnliche Degenerationserscheinungen sind, wie schon S. 244 ausgeführt worden ist, von Juel in den Antheren der wenigen männlichen Exemplare von *Antennaria alpina* gefunden worden und neuerdings hat Holmgren (1916) Gleiches bei dem *Antennaria* nicht allzu fern stehenden, ebenfalls ooapogamen *Eupatorium glandulosum* festgestellt. Auch bei dieser Pflanze kommt es in den Antheren nicht zur Ausbildung von fertilem Pollen. Schon die Kerne der Pollenmutterzellen sind im Ruhestadium recht chromatinarm. Sie durchlaufen eine mehr oder weniger typische Prophase, vom Diakinesestadium an werden die Unregelmäßigkeiten auffallender. In der Mehrzahl der Zellen sind die Chromosomen nicht paarig angeordnet und ihre Einordnung in die Spindel erfolgt in einer mehr an homöotypische Teilungen erinnernden Art und Weise. In denjenigen Zellen, die eine mehr oder weniger deutliche Paarung der Chromosomen aufweisen, bildet sich auch eine Spindel mit mehr heterotypischem Charakter. „In der Anaphase bleiben in der Regel ein oder mehrere Chromosomen im zentralen Teil der Spindel zurück (vgl. Fig. 83) und bilden dann in der Telophase sog. Zwergkerne, so daß schon nach der ersten Teilung eine recht schwankende Kernzahl auftreten kann. Die dadurch entstandenen Figuren werden durch spätere Teilungen und vielleicht auch durch Kernverschmelzungen noch weiter kompliziert und führen zur Bildung von Plasmaklumpen mit 10—12 Kernen verschiedener Größe, welche dann nach und nach ganz desorganisieren. Normale Tetraden sind in dem untersuchten Material bisher noch nicht gefunden worden."

Die zuerst bekannt gewordenen Fälle von Ovo-Apogamie betrafen ausschließlich Angiospermen der nördlich gemäßigten und kalten Zone. Mit den Feststellungen Winklers an *Wikstroemia indica* (*L.*) *C. A. Mey* war das Vorkommen derselben Fortpflanzungsanomalien bei einer Tropenpflanze aufgedeckt und damit die Annahme von Einflüssen ungünstiger Außenbedingungen auf die Fortpflanzungserscheinungen und eines daraus resultierenden Überganges von Amphimixis zur Apomixis von vornherein in Frage gestellt. Seither sind in den Tropen noch verschiedene weitere Beispiele dieser Fortpflanzungsart gefunden worden. In ihrer Pollenentwicklung verhalten sich die ovoapogamen Tropenpflanzen genau wie diejenigen der gemäßigten und kalten Zone.

Über den Verlauf der Pollenbildung von *Wikstroemia indica* z. B. berichtet Winkler (1906, S. 222): „Die zu beobachtenden Anomalien in der Ausbildung der Mikrosporen treten in der Mehrzahl der Fälle erst während oder nach der Tetradenteilung auf, doch

finden sich auch Antheren, in denen schon die Gonotokonten desorganisiert werden oder sich anormal verhalten, ohne die Tetradenteilung auszuführen oder auch nur zu beginnen".

Ähnliche Variationen in der Mißbildung und Verkümmerung des Pollens habe ich bei der apogamen *Burmannia coelestis* und bei *Cotylanthera tenuis* feststellen können. Es liegen also bei vielen apogamen Angiospermen die Verhältnisse so, daß bei einzelnen derselben schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde gehen oder im Verlaufe dieser Teilung degenerieren, bei anderen die Pollenmutterzellen eine Teilung erfahren und die Teilprodukte degenerieren oder die Tetradenteilung völlig durchgeführt wird, aber nur

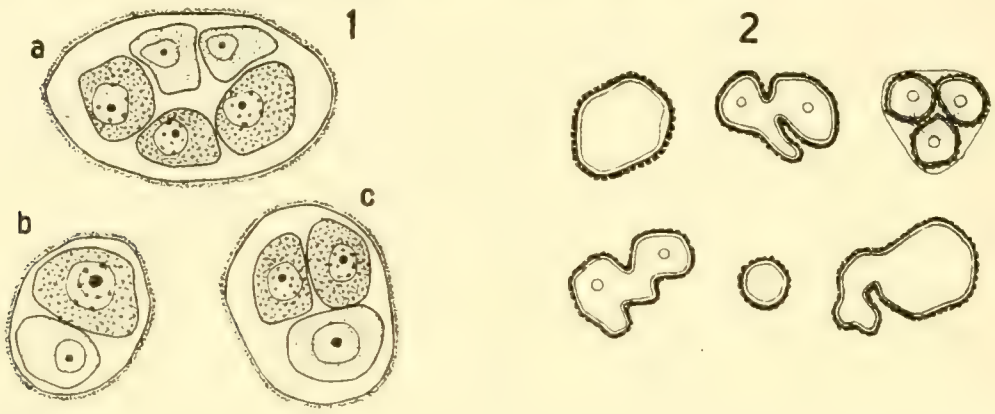



Fig. 84. Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Pollenbildung von *Wikstroemia indica*. *1* Verschiedene Teilungsformen der Pollenmutterzellen. *a* Mutterzelle, die sich in 5 Zellen geteilt hat, von denen 2 abgestorben sind; *b* die Mutterzelle hat sich nur einmal geteilt, die eine der beiden Tochterzellen ist abgestorben; *c* Pollenmutterzelle mit einer abgestorbenen Tochterzelle und zwei aus der anderen Tochterzelle entstandenen Pollenzellen. *2*. In Form und Größe abnorme Pollenkörner, alle demselben Pollensack entstammend. Nach Winkler (1906, Taf. 20, Fig. 5—8).

verkümmernde und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner liefert.

Was die genetischen Beziehungen der Pollendegeneration und des damit einhergehenden Geschlechtsverlustes zur Apogamie anbetrifft, war Strasburger (1905, S. 158) der Ansicht, daß „dem Eintritt einer solchen apogamen Fortpflanzung, wie sie uns bei *Alchemillen*, *Taraxacum*, *Hieracium* entgegentritt, nicht immer ein Geschlechtsverlust vorauszugehen braucht". Es stellt sich nach seiner Ansicht „die apogame Fortpflanzung, wenn überhaupt, vielleicht in allen Fällen schon früher ein, wenn die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen ist, wohl aber bereits eine Schwächung erfuhr".

Tischler schreibt (1907, S. 383) in einer vorläufigen Mitteilung über seine Studien an Bastardpflanzen: „Apogamie hat sich als ‚Aushilfe' auf die Mutation und Sterilität des Pollens eingestellt und

ist nicht das Primäre und die Pollenobliteration das Sekundäre.“ Diese Ansicht vertritt er auch wieder in den Thesen des allgemeinen Teils seiner „Studien an sterilen Bastardpflanzen“, indem er über die Beziehungen zwischen Apogamie und Pollenreduktion (1908, S. 138) schreibt: „Es scheint wohl sicher, daß nicht die Apogamie das Primäre, die Pollenreduktion das Sekundäre ist, sondern daß gerade umgekehrt erstere sich einfand, nachdem eine normale Befruchtung nicht mehr möglich war.“

Winkler (1908) hat, wie schon in der einleitenden Besprechung der Hypothesen über die Ursache von Apogamie und Parthenogenesis ausgeführt worden ist, die Richtigkeit dieser Ansichten von Strasburger und Tischler bezweifelt. Er stellt die Frage zur Diskussion, ob nicht eher die Degeneration der Mikrosporen gleichzeitig wie die Ausbildung der Fähigkeit zur Apogamie (Parthenogenesis) erfolgt sei. Er bemerkt, es sei nicht wohl anzunehmen, daß diese beiden Vorgänge, nämlich eine Degeneration der einen Organe und eine den Effekt dieser Degeneration wieder aufhebende Entwicklungsänderung anderer Organe, auf ausschließlich inneren Ursachen beruhen könnten. Viel wahrscheinlicher seien diese Änderungen auf Einflüsse der Außenwelt zurückzuführen und von vornherein wenig glaubhaft, daß derselbe Komplex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrosporenbildung veranlasse, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen maßgebend werde.

Die Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen nimmt für die Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Ausbildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte ebenfalls eine und dieselbe Ursache an und stellt die Frage zur Diskussion, ob dieselbe nicht in einem vorausgegangenen Bastardierungsvorgang gegeben sein könnte. Dafür spricht besonders der Umstand, daß ganz ähnliche Störungen der Geschlechtszellenbildung wie bei den apogamen Angiospermen auch bei den sterilen und halbsterilen Bastarden auftreten.

### b) Die Pollenbildung bei hybriden Angiospermen.

Bei teilweise fertilen Bastarden wird ein Teil der beiderlei Sexualzellen vollständig ausgebildet. Nur ein Teil der Pollenkörner degeneriert, im Verlaufe ihrer Entwicklung und es sind solche Bastarde zur Erzeugung einer allerdings beschränkten Nachkommenschaft befähigt. Bei anderen Bastarden ist die Sterilität in den beiden Geschlechtern ungleich. So ist z. B. der von Baur gezogene Bastard zwischen *Antirrhinum siculum* und *A. majus* im weiblichen Geschlecht völlig steril, hat aber fertilen Pollen. In der

Regel ist der sterilisierende Einfluß der Kreuzung ausgeprägter bei den männlichen Organen als bei den weiblichen. Nach Untersuchungen Guignards (1886) zeigen *Cistus*-, *Begonia*- und *Monbretia*-Hybriden Atrophie des Pollens, gelegentlich auch der ganzen Antheren. Bei einzelnen der von ihm untersuchten Bastarde waren 6—7% des Pollens normal, während von den Samenanlagen fast alle eine offenbar normale Entwicklung aufzuweisen schienen.

Andere Bastarde erzeugen weder entwicklungsfähige männliche noch weibliche Geschlechtszellen und schließlich ist für eine ganze Anzahl steriler Angiospermenbastarde festgestellt worden, daß schon die männlichen und weiblichen Sexualorgane nicht mehr normal ausgebildet werden oder bald nach ihrer Anlage verkümmern.

Schlechte Pollenbildung ist eine bei hybriden Angiospermen so häufige Erscheinung, daß sie, wie schon Juel (1900a, S. 639) schreibt, „oft als ein Kriterium der Hybridität angewendet wird". Das ist nun allerdings in dieser allgemeinen Fassung nicht richtig. Pollensterilität kann ebensowenig als sicheres Kennzeichen hybrider Natur bezeichnet werden, als es richtig wäre anzunehmen, daß diese stets mit Sterilität verbunden ist[1]). Allerdings erscheint die Pollenbildung bei den Hybriden als eine Funktion der Fortpflanzung, die zwar nicht unterdrückt wird, aber auf gewisse Hindernisse zu stoßen scheint, die nur zuweilen überwunden werden können. Es ist von hohem Interesse, daß ganz ähnliche Störungen wie in der Pollenbildung von Angiospermenbastarden auch im Verlauf der Samenzellenbildung bei tierischen Bastarden vorkommeu. Die Untersuchungen von Poll (1909 und 1911) an Enten- und Phasianidenbastarden haben ebenfalls ganz allgemein bei Art- und Gattungshybriden Störungen im normalen Verlauf der Gametogenesis aufgedeckt. Es hat sich dabei gezeigt, daß die Bildung reifer Gameten, im besonderen der Spermatozoen, um so mehr beeinträchtigt ist und die Anomalien im großen und ganzen um so früher eintreten und um so tiefer gehen, je weniger nahe verwandt miteinander die beiden Eltern der Bastarde sind. Bei einzelnen der von Poll untersuchten Bastarde gelangten gelegentlich beiderlei Geschlechtszellen in reifem Zustande zur Aus-

[1]) Ein besonders schönes Beispiel von Pollenfertilität bei Bastarden hat Lidforss (1914) angegeben. Der von ihm 1899 beschriebene *Rubus progenerans* ist, wie sich bei seinen späteren Untersuchungen ergab, ein Bastardabkömmling von *R. divergens* × *caesius*. Die Fähigkeit des *R. progenerans*, neue Formen zu erzeugen, war Lidforss schon in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts bekannt. Doch konnte er sich, wie er schreibt, „damals nicht entschließen, einen Brombeerstrauch, der regelmäßig 100% guten Pollen hervorbrachte, als Bastard zu betrachten. Erst als sich herausstellte, daß künstlich gemachte *R. divergens* ♀ × *caesius* ♂-Individuen mit *R. progenerans* völlig übereinstimmten und auch durchgängig 100% guten Pollen hervorbrachten, klärte sich die Sache mit einem Schlage auf".

bildung. Bei anderen wurde nur die eine Form der Geschlechtszellen, die weiblichen, normal ausgebildet, während die männlichen völlig degenerierten. Als Endstadien wurden Formen festgestellt, denen jeder Ansatz und jede Andeutung der offenbar besonders schwierigen Samenbildung völlig fehlte. Die cytologischen Untersuchungen haben ferner ergeben, daß die Samenbildung bei den Fasanen-Entenmischlingen die gleichen Störungen aufweisen, wie die Pollenbildung der (von Poll selbst untersuchten) Kreuzung *Digitalis purpurea* ♂ × *D. lutea* ♀.

Die langjährigen Zucht- und Kreuzungsversuche von Standfuß (vgl. z. B. 1905) haben ferner gezeigt, daß auch die Kreuzung distinkter Arten von Schmetterlingen, sofern sie überhaupt zur Entstehung einer lebensfähigen Nachkommenschaft führt, völlig sterile Bastarde oder höchstens solche Formen ergibt, deren Fertilität stark herabgesetzt ist. Die Vorgänge der Spermatogenese von Artbastarden aus den Gattungen *Pygaera*, *Smerinthus*, *Dicranura* und *Chaerocampa* sind in den letzten Jahren eingehend von Federley (1913—1916) studiert worden. Sie weisen, mit Ausnahme derjenigen des Bastardes *Chaerocampa porcellus* × *elpenor*, stets starke Anomalien auf, welche die Ausbildung normaler Spermatozoen völlig ausschließen.

Die Übereinstimmung in den Vorgängen der Pollen- und der Samenentwicklung bei pflanzlichen und tierischen Bastarden spricht stark für die Annahme, daß speziell die bei den Pflanzen so eingehend studierten Abweichungen vom normalen Verlauf von Tetraden- und Reduktionsteilung in der Hauptsache durch den hybriden Ursprung hervorgerufen worden sind. Im einzelnen ist natürlich der Verlauf der Pollenbildung bei halb und ganz sterilen Hybriden verschieden. Für die Vergleichung mit den Apogamen ist der Umstand besonders wichtig, daß auch bei den sterilen Bastarden die Störung in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung auftreten kann. Der Eintritt der Störung fällt auch hier durchaus nicht immer, wie aus theoretischen Gründen etwa erwartet werden könnte, mit der Reduktionsteilung zusammen. Es würde nicht schwer fallen, bei verschiedenen Bastarden aus demselben Verwandtschaftskreis eine ähnliche Abstufung von Verbildungen im Verlaufe der Pollenbildung festzustellen, wie sie z. B. für die oben besprochenen *Alchemilla*-Arten usw. angegeben worden sind. Eine Parallele zwischen den Vorgängen der Pollenbildung bei sterilen Bastarden und Apogamen ist also naheliegend und es sei hervorgehoben, daß auch in der Literatur schon gelegentlich (vgl. z. B. O. Hertwig, 1912, S. 355) darauf verwiesen worden ist, daß in cytologischer Hinsicht die „parthenogenetischen und apogamen Angiospermen“ mehrfache Anklänge an die Entwicklungsvorgänge der sterilen Bastarde zeigen.

Woher alle diese Sterilitätserscheinungen rühren, was die Ursache des besonderen Verhaltens der einzelnen Bastarde ist, ist noch nicht bekannt. Besonders naheliegend war, einen Aufschluß hierüber von cytologischen Untersuchungen über den Verlauf der Geschlechtszellenbildung zu erwarten.

Über die Cytologie von Angiospermenbastarden liegt eine reiche Zahl alter und neuer Untersuchungen vor. Auf ausführliches Eingehen auf diese Literatur muß an dieser Stelle verzichtet werden. Es genügt, für unsere Vergleichung der Fortpflanzungsvorgänge zwischen Apogamen und sterilen Bastarden auf eine kleine Anzahl dieser Arbeiten zu verweisen. Weitere Anhaltspunkte und

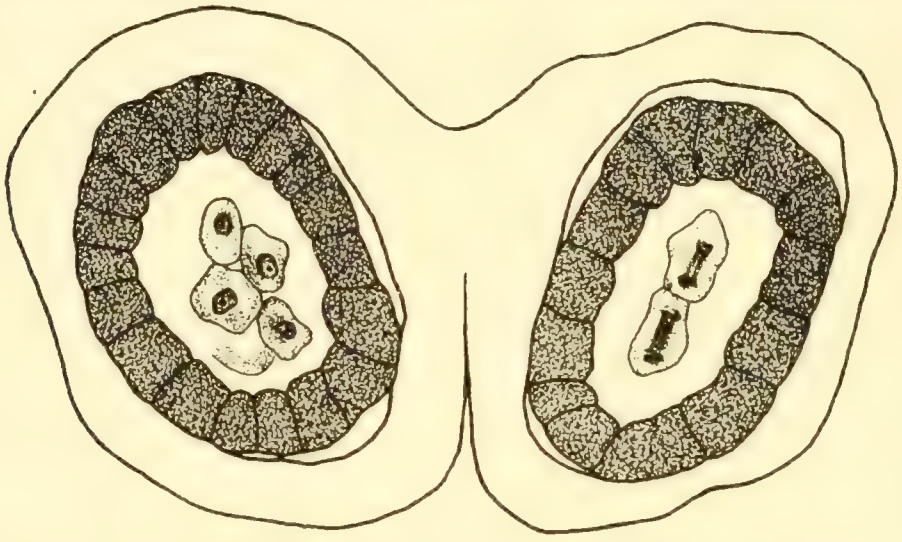


Fig. 85. Querschnitt durch eine junge Anthere des sterilen Bastardes *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*. Zellen des Archespors aufgelockert, nur einen kleinen Teil des Raumes innerhalb des Tapetums ausfüllend. Nach Tischler (1908, Fig. 3a, S. 38).

Details sind den eingehenden und sorgfältigen „Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen" Tischlers (1908) zu entnehmen, in denen außer den von ihm selbst untersuchten und beschriebenen Fällen die Literatur eingehend herangezogen und diskutiert worden ist.

Bei den von Tischler untersuchten Pflanzen setzen die Verkümmerungsvorgänge in der Pollenentwicklung zu sehr verschiedener Zeit und verschieden stark ein. Für *Mirabilis Jalapa* × *M. tubiflora* beschreibt er (1907, S. 376 und 1908, S. 63) ein frühzeitiges Lockerwerden des Archespors, dessen Zellen nicht in dem Maße zu wachsen vermögen wie die umgebenden vegetativen Elemente. Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Reduktionsteilung und des vorangehenden Synapsis-Stadiums, Verzögerung des Auseinanderweichens der Chromosomen bis in das Stadium der Diakinese folgen nach, während die weiteren Stadien der beiden Kernteilungen wie auch die Tetradenteilung scheinbar völlig normal verlaufen. Als weitere Merkmale der schließlich zur völligen Taubheit der Körner führenden Ano-

malien wurde Plasmamangel im unreifen Pollen unmittelbar nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande und nachfolgende Schrumpfung und Degeneration des Pollenkorninhaltes festgestellt, während die Membran noch längere Zeit ein ungehemmtes Wachstum aufwies. Ähnlich wie dieser und andere *Mirabilis*-Bastarde weisen nach Tischler auch *Ribes*-Bastarde (1906) und *Potentilla*-Bastarde bei ihrer Pollenbildung einen wenigstens äußerlich annähernd normalen Verlauf der Tetradenteilung auf. Bei *Syringa chinensis*[1]) haben Juel (1900) und Tischler (1907, S. 379) eine ganze Anzahl zu verschiedener Zeit auftretender und unter sich verschiedenartiger Abweichungen von der normalen Tetradenteilung festgestellt. In das von Juel auf-

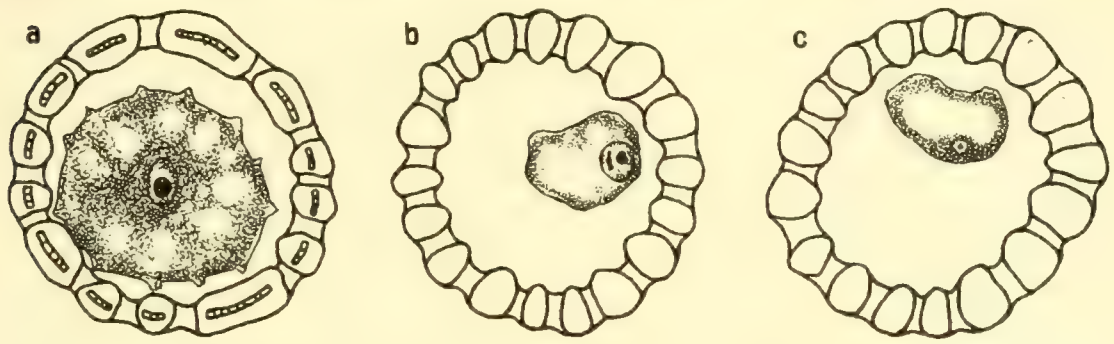



Fig. 86. Pollenkörner von *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora* mit fertig ausgebildeter Exine und schwach entwickeltem Protoplasten. *a* „volles" Pollenkorn, *b* und *c* auffallend kleine Protoplasten, Kerne mit deutlichen Zeichen der begonnenen Degeneration. Nach Tischler (1908, Fig. 25a und b, Fig. 29).

gestellte Schema eingeordnet, sind dabei die folgenden Kategorien zu unterscheiden:

a) Schon in den frühen Stadien der Archesporbildung auftretend:
   Verkümmerung der Archesporzellen oder der Pollenmutterzellen beim Eintritt in das Spiremstadium,
   Durchschnürung der Kerne von Pollenmutterzellen vor der Synapsis oder im Spiremstadium.

b) Im Verlauf der Tetradenteilung auftretend:
   Durchschnürung der Kerne während der heterotypischen Teilung,

[1]) *Syringa chinensis (= S. rothomagensis)* gilt als Bastard zwischen *S. vulgaris L.* und *S. persica L.* Sie ist aus Aussaaten von Samen hervorgegangen, die der Gärtner Varin zu Rouen 1777—1804 von *S. persica var. laciniata* nach Bestäubung mit Pollen von *S. vulgaris* erhalten hatte. Diese Hybride hat sich bis jetzt als völlig steril erwiesen und ist seit ihrer Entstehung ausschließlich durch vegetative Vermehrung fortgepflanzt worden. Nach Focke (1881, S. 255) unterscheiden die Gärtner mehrere Sorten von *S. rothomagensis*, die vielleicht aus verschiedenen Aussaaten Varins stammen. Es wäre demnach sehr wohl möglich, daß Juel und Tischler, wie letzterer auch annimmt, verschiedene Formen dieses Bastardes untersucht haben.

Unregelmäßige Verteilung der Chromosomen während der Teilungen,
Auftreten abnormer Spindelbildungen.

c) Unregelmäßigkeit in der Ausgestaltung der Tetraden:
Tetraden mit überzähligen Zellen,
Überschüssige Kerne in den Zellen der Tetrade,
Auftreten von zwei Kernen in den jungen Pollenspezialzellen.

Bei den von Juel untersuchten Pflanzen waren „die Pollenkörner zum allergrößten Teil geschrumpft und untauglich. Pollenkörner von normalem Aussehen kamen sehr spärlich vor". Tischler dagegen weist darauf hin, daß an seinem Untersuchungsmaterial die erwähnten Unregelmäßigkeiten sich nur im Entwicklungsgang eines nicht allzu großen Teils der Pollenkörner dieses Bastardes geltend machten, während die Mehrzahl der Pollenmutterzellen eine scheinbar regelmäßige Tetradenteilung durchmachte. Da *Syringa chinensis* in den gärtnerischen Anlagen in verschiedenen Formen vorkommt, dürfte nach seiner Ansicht diese Differenz gegenüber Juel auf individuelle Verschiedenheit der untersuchten Bastarde zurückzuführen sein.

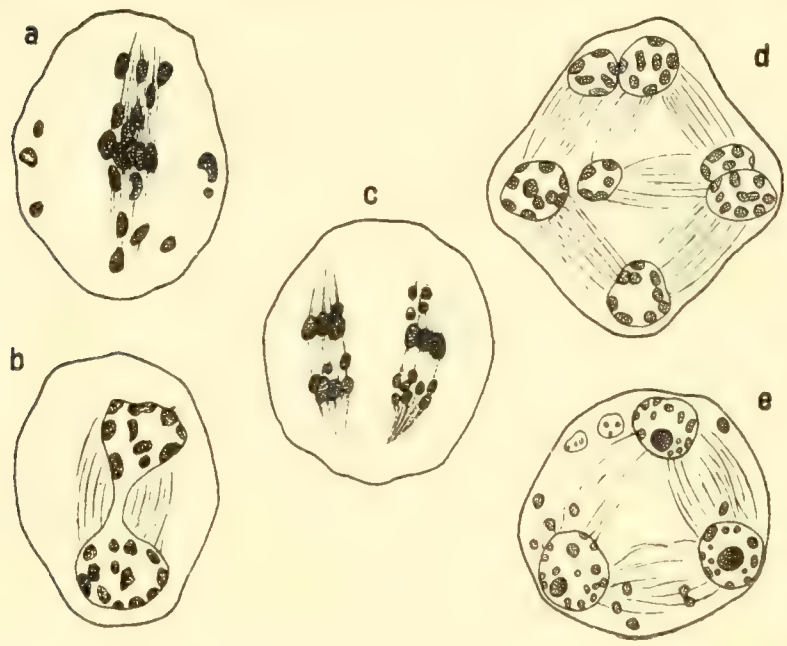



Fig. 87. Stadien aus dem anormalen Verlauf der Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen von *Syringa chinensis* (= *S. rothomagensis* = *S. vulgaris* × *S. persica?*). *a* und *b* Unregelmäßigkeiten der ersten Teilung, *c* ziemlich typisch verlaufende zweite Teilung; *d* und *e* Stadien nach der zweiten Kernteilung, Chromatinkörperchen zum Teil noch im Protoplasma zerstreut (*e*), zum Teil bereits zu Sonderkernen vereinigt. Nach Juel (1900, Taf. 16, Fig. 11, 13, 17, 20 und 23).

An anderen Hybriden sind sowohl von Tischler wie auch von anderen Autoren zum Teil dieselben, zum Teil viel stärkere und gleichmäßiger im ganzen sporogenen Gewebe auftretende Unregelmäßigkeiten beschrieben worden: darunter wieder völlige Degeneration der Pollenmutterzellen vor dem Eintritt in die Reduktionsteilung ihrer Kerne, amitotische Durchschnürung des Mutterzell-

kerns während des Spiremstadiums, unregelmäßiger Verlauf der heterotypischen und homöotypischen Teilungen mit Ausstoßung einzelner Chromosomen und ungleicher Chromosomenverteilung auf die Tochterkerne, Bildung von akzessorischen Kleinkernen, überzähligen Pollenkörnern oder mehrkernigen Körnern.

In der Deutung dieser Verhältnisse gehen die Ansichten der Autoren weit auseinander. Juel ist der Ansicht, daß die Anomalien in der Pollenbildung von *Syringa chinensis* dadurch hervorgerufen würden, daß die Chromosomen mit irgend einem Fehler behaftet seien, welcher sie an der Ausführung der heterotypischen Kernteilung und damit einer normalen Tetradenbildung hindere. Aus dem Umstand, daß bei *Syringa chinensis* eine besonders große Anzahl von Pollenmutterzellen sich im Diakinesestadium abnormal zu verhalten beginnt, die Chromosomen nicht gespalten, sondern ungeteilt in die Tochterkerne aufgenommen werden, oder zum Teil im Plasma isoliert liegen bleiben, schließt er (1900a, S. 648), „daß die Chromosomen nicht einen solchen Bau besitzen, der zu einer heterotypischen Kernteilung paßt, daß also das Prophasenstadium, in welchem sich der Kern befindet, keine rechte oder normale Diakinese ist.“ Die festgestellten Unregelmäßigkeiten machen ihm den Eindruck, als ob bei diesen Teilungen eine Entmischung der hybriden und also gemischten Kernsubstanz versucht würde, welche bezwecke, aus dem Kern der Pollenmutterzelle, in welchem die Chromatinsubstanzen zweier Pflanzenarten zugleich vorhanden seien, die eine zu entfernen, so daß die entstehenden Tochterkerne nicht mehr hybrider Natur wären, sondern je einer der beiden elterlichen Arten angehören würden.

Demgegenüber vertritt Tischler (1907, S. 381) die Ansicht, daß die Sterilität der Hybriden nicht von irgendwelcher Chromatinrepulsion abhänge. Die Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenteilung dürfen nach ihm nicht als Charakteristikum der Bastardnatur betrachtet werden. „Wo sie vorkommen, werden sie gewiß zur Unfruchtbarkeit beitragen, aber selbst eine anormale Chromosomenzahl braucht an sich eine Weiterentwicklung noch nicht auszuschließen.“ Auch die Resultate seiner Untersuchungen an *Syringa chinensis* resümiert er (1908, S. 103) dahin, „daß die Pollensterilität kein Spezifikum des Bastardes ist. Insbesondere für eine ‚Entmischung‘ des ♂ und ♀ Chromatins im Verlaufe der Reduktionsteilung haben wir nicht nur keine Anhaltspunkte gefunden, sondern wir glauben sogar bestimmt gezeigt zu haben, daß eine solche nicht existiert“.

Von zoologischer Seite hat sich in den letzten Jahren im besonderen Federley (1913—1916) mit der Cytologie primärer Artbastarde beschäftigt und interessante Beziehungen zwischen dem

Sterilitätsgrade der Bastarde und der größeren oder geringeren Abnahme der Affinität zwischen den artfremden Chromosomen aufgedeckt. Die im Verlauf der Geschlechtszellenbildung normaler Tiere stattfindende Konjugation der artgleichen paternellen und maternellen Chromosomen unterbleibt bei den untersuchten Schmetterlingsbastarden entweder gänzlich oder findet nur zwischen einem Teil der Chromosomen statt. Damit wird die Reihe von Anomalien in der Spermatogenese eingeleitet, welche die totale oder partielle Sterilität bedingen oder zur Bildung von Spermatozoenkernen führen, die neue Chromosomenzahlen und Chromosomenkombinationen aufweisen. Über die Beziehungen der beiden verschiedenen Chromosomensätze in den Kernen und Zellen der Bastarde äußert sich Federley (1915b, S. 21) im Verlaufe seiner Besprechung der Spermatogenese des Bastardes *Dicranura erminea* ♀ × *vinula* ♂ wie folgt: „So lange sie nur in derselben Zelle vereinigt sind, ohne direkte Beziehungen zueinander zu haben, gedeihen sie gut, sobald sie sich aber auf die Konjugation vorbereiten, treten die Störungen auf, indem die antagonistische Wirkung der artfremden Chromatinmassen eine Chromatolyse hervorruft.“ In den somatischen Zellen sowie in den Spermatogonien der von Federley untersuchten Bastarde wirken die artfremden Chromosomen vollständig harmonisch zusammen. Die ersten Störungen werden erst in demjenigen Stadium sichtbar, auf welchem bei den reinen Elternarten die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen miteinander konjugieren. Die Ursache der Störungen und damit aller nachfolgenden Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Tetradenteilung sowie der Ausbildung der Spermatozoen dürfte hier also ziemlich sicher in der Repulsion der homologen Chromosomen und der Unmöglichkeit ihrer Vereinigung, also in der Bastardnatur selbst, zu finden sein.

Die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie läßt sich sehr wohl mit den Ansichten Juels und Federleys über die Ursachen der Bastardsterilität in Einklang bringen. Wie bei den sterilen Bastarden ist auch bei den apogamen Sippen die eigenartige Natur der Kerne kein Hindernis für den Verlauf gewöhnlicher Kern- und Zellteilungen und damit einer ungestörten somatischen Entwicklung. Dagegen erschwert dieselbe offenbar die komplizierteren Teilungsschritte der Tetradenteilung oder schon deren Vorbereitung, d. h. die Ausbildung der Archespor- und Pollenmutterzellen. Man kann sich dabei etwa vorstellen, die früher oder später eintretenden Unregelmäßigkeiten beruhten darauf, daß diese Entwicklungsvorgänge mit einer wesentlichen Änderung der Kernplasmarelationen verbunden sind, und daß nicht nur der regelmäßigen Verteilung des heterozygotischen Chromosomensatzes auf die Tochterkerne, sondern auch der Aufrecht-

haltung des Gleichgewichtszustandes zwischen Kern und Plasma besondere Schwierigkeiten im Wege stehen. In den Pollenmutterzellen speziell dürfte die Reduktionsteilung hauptsächlich an den Schwierigkeiten der Verteilung der heterogenen Chromatinmassen, der Geminibildung und der nachfolgenden Trennung der Chromosomen scheitern.

## 4. Embryosackentwicklung und Eibildung bei apogamen und hybriden Angiospermen.

Man nahm früher vielfach an, daß bei den sterilen Bastarden im allgemeinen wohl die Pollenkörner abnorm ausgebildet würden, die Samenanlagen dagegen gewöhnlich wie bei den Eltern gebaut seien. Das ist nun nach neueren Untersuchungen sicher für die meisten Fälle nicht zutreffend. Allerdings ist bei den sterilen Hybriden, ähnlich wie bei den apogamen Angiospermen, die Rückbildung der männlichen Organe meistens viel stärker, als diejenige der weiblichen. Doch zeigen auch diese häufig Degenerationsformen mit zeitlich verschiedenem Beginn der sichtbaren Verkümmerung. Vielfach kommt es in den Samenanlagen steriler Bastardpflanzen zu einer scheinbar völlig normalen Reduktionsteilung in Verbindung mit vollständigem oder abgekürztem Verlauf der Tetradenbildung und zur Differenzierung einer Embryosackzelle, die einen kleineren oder größeren Teil des normalen Entwicklungsverlaufes durchmacht. Daneben gibt es aber ebenfalls Bastarde, in deren Samenanlagen die Embryosackentwicklung gänzlich ausbleibt. Bei *Ribes Gordonianum Lem. (R. aureum Pursh* × *R. sanguineum Pursh)* z. B. ist ein ausgewachsener Embryosack nach Tischler (1903, S. 413) eine außerordentliche Seltenheit. Die Archesporzelle von *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora* hält analog zu den Verhältnissen bei der Pollenentwicklung nicht mit den umgebenden vegetativen Zellen Schritt und füllt den Innenraum des Nucellus nicht völlig aus (vgl. Fig. 88). Bei *Bryonia alba* ♀ × *Br. dioica* ♂ kann nach den Angaben desselben Autors (1906, S. 94) die Embryosackmutterzelle schon ab-

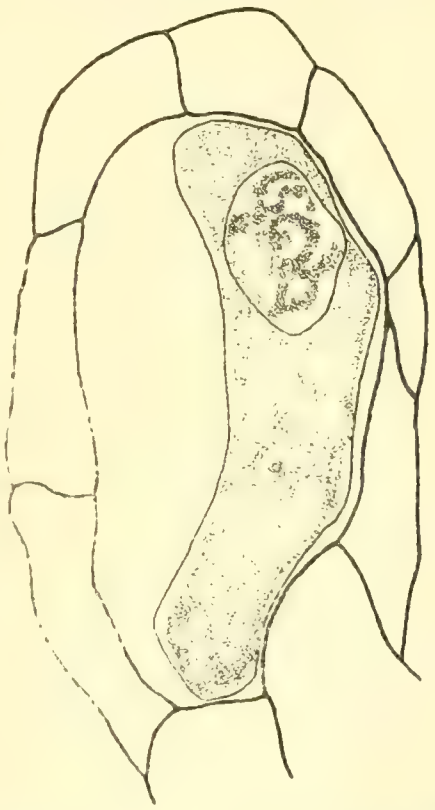


Fig. 88. Nucellus in junger Samenanlage von *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*. Plasmaarme Embryosackmutterzelle zu Beginn der Degeneration. Nach Tischler (1908, Fig. 37, S. 61).

sterben, wenn ihr Kern sich erst im Synapsisstadium befindet. Allerdings ist auch bei diesem Bastarde dieses Verhalten durchaus nicht Regel. Vielmehr wird in einzelnen Samenanlagen eine Tetradenteilung eingeleitet und gelegentlich auch durchgeführt. In ihrem Verlauf oder unmittelbar nachher setzt aber ein Schrumpfungsprozeß ein, der die Weiterentwicklung eines normalen Embryosackes ausschließt.

Es ist zuerst von Winkler (1906, S. 233) darauf hingewiesen worden, daß auch bei apogamen Angiospermen, wie bei der von ihm untersuchten *Wikstroemia indica*, verhältnismäßig häufig Embryosack-Obliterationen vorkommen, durchaus denen analog, die Tischler bei Bastardpflanzen beschrieben hat. „Auf die normale Gestaltung des Nucellus und die normale Entwicklung des Ovulums hatte das zunächst keinen Einfluß, beide bildeten sich ebenso aus, wie sie es getan haben würden, falls eine entwicklungsfähige Makrospore gebildet worden wäre. Zu einem Weiterwachsen zur Frucht bringen es aber solche makrosporenlose Samenknospen nicht.“ Nach Treub (1906, S. 145) gelangt auch bei dem nur partiell apogamen *Elatostema acuminatum* nur ein Bruchteil aller Samenanlagen zur Keimbildung. „A un moment donné la grande majorité des fleurs d'un capitule cesse de produire des embryons. On reconnaît souvent de bonne heure ces fleurs qui avorteront, à leurs faibles dimensions et à la petitesse de leurs sacs embryonnaires.“ Auch Strasburger hat diese sich einstellenden Verbildungen und Hemmungserscheinungen wahrgenommen. Er hat sie aber, da sie außerhalb seiner damaligen Fragestellung lagen, nicht weiter verfolgt.

Teilweise Sterilität habe ich auch an den von mir selbst untersuchten apogamen Angiospermen gefunden. In den Fruchtknoten von *Burmannia coelestis* obliterieren die Embryosäcke einer größeren Anzahl von Samenanlagen, die infolgedessen später zugrunde gehen. Bei *Balanophora*, im besonderen aber bei *Cotylanthera* führen überhaupt nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl der vielen kleinen Samenanlagen eines Ovariums ihre Entwicklung zu Ende. Die große Mehrzahl derselben degeneriert, nachdem ihre Embryosackzelle im einkernigen Stadium verblieben ist oder höchstens dasjenige des zwei- oder vierkernigen Sackes erreicht hat. Sie bilden in späteren Stadien ein zusammengepreßtes Füllmaterial zwischen denjenigen Samenanlagen, die zur Endosperm- und Embryobildung übergegangen sind.

Trotz ähnlicher Anomalien im Verlaufe der Entwicklung ihrer Samenanlagen besteht zwischen sterilen hybriden und apogamen Angiospermen doch ein wichtiger Unterschied darin, daß bei den letzteren wenigstens ein Teil der Samenanlagen zu reifen, keimhaltigen Samen wird. Diese Entwicklungsvorgänge werden eingeleitet durch

ein besonderes Verhalten der Embryosackmutterzelle dieser Samenanlagen. Die Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen von *Antennaria alpina*[1]) und ebenso von *Taraxacum* erinnern, wie schon Juel ausgeführt hat, in den Einzelheiten sowohl an die heterotypische als an die homöotypische Teilungsform, obschon das Endergebnis der Tetradenteilung demjenigen von zwei gewöhnlichen vegetativen Kernteilungen gleichkommt. Juel resümiert seine Darlegungen über den Verlauf dieser Teilungen, speziell bei *Taraxacum* (1905, S. 17), in den Sätzen: „*Taraxacum* hält offenbar, trotzdem es apogam geworden ist, mit großer Zähigkeit an den herkömmlichen Formen der Tetradenteilung fest. Die Anfangsstadien der Kernteilung in der Embryosackmutterzelle sind heterotypisch, ein Synapsis- und ein Dolicho(Lepto)nemastadium. Dann bleibt freilich die Fadenfusion aus und einfache Chromosomen werden gebildet. Diese ordnen sich an der Kernwand, wie in einem vegetativen Spirem, aber die dann erfolgende starke Verkürzung der Chromosomen, die in der Diakinese gipfelt, erinnert noch an die heterotypische Teilungsart. Nach der Diakinese tritt ein Umschlag in der Entwicklung ein, indem solche Bilder auftreten, die an die homöotypische Prophase erinnern. Aber dennoch scheint die Kernspindel in ihrem ersten Auftreten durch ihre langgestreckte Form und ihre Größe mehr einer heterotypischen zu ähneln. Erst später, wenn die Kernplatte zum Vorschein kommt, nimmt die Spindel eine mehr homöotypische Gestalt an."

Gewissermaßen auf einen Kampf zwischen der heterotypischen und einer an gewöhnliche vegetative Teilungen anschließenden Entwicklungstendenz der Embryosackmutterzelle deuten auch die Verhältnisse bei den apogamen *Alchemilla*-Arten hin. Strasburger schreibt in seiner schon mehrfach zitierten *Alchemilla*-Arbeit (1905, S. 109): „Die Anlagen der Embryosackmutterzellen kehren bei den apogamischen *Eu-Alchemillen* vor ihrer Teilung in den vegetativen Zustand zurück. Augenscheinlich kämpfen beide Entwicklungs-

[1]) Die Embryosackentwicklung des ebenfalls ooapogamen *Eupatorium glandulosum* schließt sich nach Holmgren (1916) eng an die von Juel für *Antennaria alpina* beschriebenen Vorgänge an. Der Kern der Embryosackmutterzelle zeigt im Ruhestadium dasselbe Aussehen wie die Kerne der Pollenmutterzellen. In den Teilungsphasen zeigen sie jedoch einen bedeutend mehr vegetativen Charakter als diese: Ein Synapsisstadium kommt nicht vor, in späteren Stadien dagegen oft Bilder mit langen Chromosomen, die an diejenigen somatischer Kerne erinnern. Die Chromosomenzahl dieser Kerne, wie auch diejenige späterer Teilungen im Embryosacke stimmen mit der Chromosomenzahl der Pollenmutterzellen und auch mit der Zahl in den somatischen Kernen überein. Die Tetradenbildung unterbleibt, die Mutterzelle bildet direkt den Embryosack, in dem die beiden ersten Kernteilungen, welche den heterotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen entsprechen, wie die nachfolgende dritte Kernteilung in ihrem ganzen Verlauf einer gewöhnlichen somatischen Kernteilung gleichen.

tendenzen gegeneinander zunächst an und es dauert eine geraume Zeit, bis die vegetative Richtung den Sieg davonträgt.“ Rosenberg vertritt (1907, S. 165) die Ansicht, daß der Verlauf der Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der apogamen Kompositen verschiedene phylogenetische Stadien aus dem Verlaufe der Ausbildung der Apogamie wiedergebe. Bei *Hieracium* werden fast in allen Samenanlagen typische Embryosacktetraden geformt, in deren Entwicklungsverlauf eine Reduktion stattfindet, weil, wie Rosenberg annimmt, „the affinity of corresponding parent chromosomes is so great that they could unite in the synapsis stage“. Indessen ist schon bei *H. excellens* nur ein Teil der Chromosomen bivalent, die Reduktion verläuft daher unregelmäßig. Bei *Taraxacum* findet die Vereinigung der Chromosomen zu Paaren überhaupt nicht mehr statt, und die Teilung der Embryosackmutterzelle ist rein vegetativer Natur. Bei *Antennaria* endlich bleibt mit der Reduktion auch die Teilung der Embryosackmutterzelle aus. Nach der Auffassung Rosenbergs zeigt *Antennaria alpina* die ausgeprägteste, die Gattung *Hieracium*, deren Arten erst in einer späteren Periode zur Apogamie übergegangen seien, die primitivste Form von Apogamie. Er kommt zum Schlusse: „that apospory is a more primitive form of apogamy, and that *Antennaria alpina* represents a much higher grade of adaptation to apogamy“.

Von Interesse ist, daß innerhalb derselben Gattung die einzelnen apogamen Arten auch ein ganz verschiedenes Verhalten zeigen können. Bei *Elatostema sessile* z. B. liegt nach Modilewski (1908) und Strasburger (1910c) Apogamie nach völliger Ausschaltung von Reduktions- und Tetradenteilung vor. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zur Embryosackanlage, in welcher trotz der diploiden Kerne die Entwicklungsvorgänge sich typisch nach gewohnter Norm vollziehen. *Elatostema acuminatum* dagegen schwankt in seinem Verhalten. Es kann in einem Teil seiner Blüten noch die normale sexuelle Entwicklung mit Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle, regelrechter Bildung von vier Makrosporenanlagen und typischer Ausgestaltung des Embryosackinneren vollziehen. In anderen Samenanlagen aber kehrt der Kern seiner Mutterzelle in den vegetativen Zustand zurück, nachdem er die ersten Stadien der Reduktionsphase durchschritten hat und teilt sich somatisch. Dann gehen aus der Embryosackmutterzelle entweder unregelmäßig angeordnete Gruppen von meist vier Zellen hervor, von denen eine oder zwei zur Embryosackbildung schreiten, oder die Mutterzelle entwickelt sich — im Strasburgerschen Material war dies vorwiegend der Fall — direkt als Embryosack weiter.

Als Schluß dieser Reihe von Beispielen sei noch *Wikstroemia indica* angeführt. Ihre Embryosackmutterzellkerne weisen nach

Strasburger (1909a, S. 79) in den Prophasen der Teilung keine Erscheinungen mehr auf, aus denen sich auf das Fortbestehen heterotypischer Tendenzen schließen ließe. Auch ihre Kernspindeln gleichen nur äußerlich einer Reduktionsspindel, wobei diese Ähnlichkeit wohl durch die Raum- und Ernährungsverhältnisse der Embryosackmutterzelle gefördert werden mag. In den Einzelheiten verhalten sich also diese Entwicklungsvorgänge bei den einzelnen Apogamen verschieden. Während *Wikstroemia indica* in der Anlage ihres Gametophyten rein apogam geworden ist, schlägt bei den apogamen *Eu-Alchemillen*, bei *Antennaria alpina*, bei *Taraxacum* usw. der Embryosackmutterzellkern in den Prophasen den heterotypischen Weg ein, um erst später in die typische Teilungsbahn einzulenken.

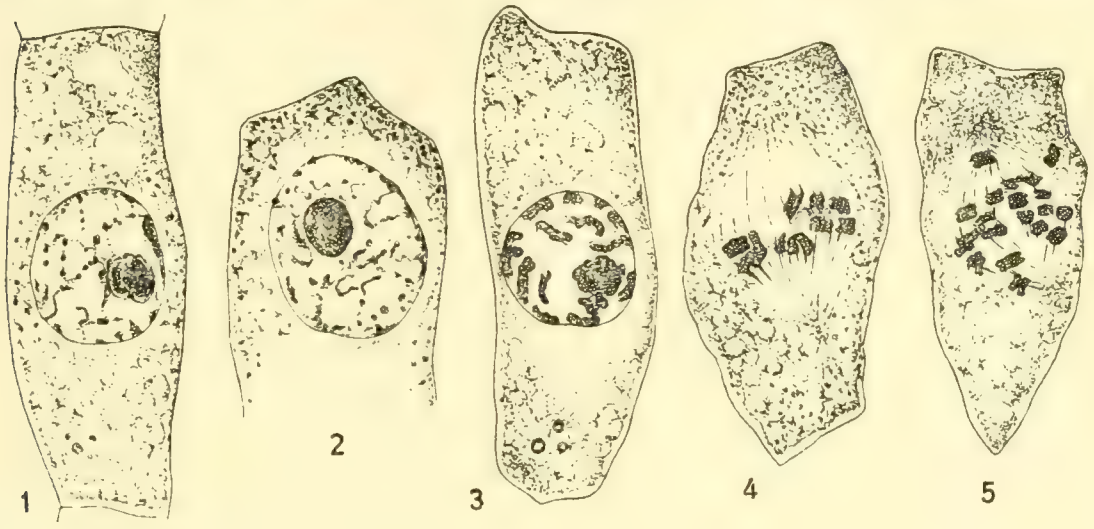



Fig. 89. Stadien aus dem Verlaufe der Kernteilung in der Embryosackmutterzelle von *Wikstroemia indica*. *1* und *2* Kerne der Embryosackmutterzelle in Prophasen der Teilung, *3* Embryosackmutterzelle mit Kern in fortgeschrittener Prophase, *4* und *5* Embryosackmutterzelle mit Kernspindel. Nach Strasburger (1909, Taf. 1 Fig. 36b, 37, 38b, 39b und 40. Vergr. 1600).

Bei einem Teil dieser Formen, ebenso bei *Houttuynia cordata* und den apogamen *Marsilien* schreitet der Kern bis zum Synapsisstadium, ja sogar etwas über dieses hinaus auf dem Wege der Reduktionsteilung vor. Einige apogame Sippen schließlich, *Marsilia Drummondii* unter den heterosporen Pteridophyten, *Thalictrum purpurascens*[1]) und einige

[1]) Aus dem Umstand, daß die Vorgänge in einem Teil der Embryosackmutterzellen von *Thalictrum purpurascens* ungefähr die Mitte zwischen typischer und heterotypischer Teilung halten, hatte Overton (1904, S. 282) geschlossen, daß bei derartigen vermittelnden Vorgängen auch schwankende Ergebnisse in der Chromosomenzahl in Erscheinung treten müßten. „So glaube ich auch nicht, daß das Ei von *Th. purpurascens*, welches sich parthenogenetisch zum Keime entwickelte, von Anfang an 24 Chromosomen gezählt habe. Es mag möglicherweise die Chromosomenzahl hier ganz allmählich von der des Gametophyten zu jener des Sporophyten emporgestiegen sein." Nach Overtons Ansicht könnte sich eine solche Chromosomenvermehrung etwa in ähnlicher Weise vollzogen haben, wie in den Kernen der unteren Embryosackhälfte von *Lilium* und *Tulipa*, die nach Unter-

*Hieracium*-Arten weisen in denselben Blüten oder Blütenständen sogar Samenanlagen auf, die teils eine völlig normal verlaufende Reduktionsteilung erfahren, haploide Embryosackkerne und befruchtungsfähige Eizellen erzeugen, teils unter Ausfall der Reduktion diploidkernige Embryosäcke mit apogam entwicklungsfähigen Eizellen bilden.

Sicher ist der Ausfall der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen, mit welchem die apogame Entwicklung eingeleitet wird, das auffälligste und interessanteste Merkmal dieser abweichenden Entwicklungsvorgänge. Durch den vegetativen Charakter der Teilungsvorgänge werden gerade diejenigen Schwierigkeiten umgangen, von denen man annehmen muß, daß sie in der Hauptsache die Degeneration der Sporen und Gameten bei steril bleibenden Bastarden veranlassen. Die sämtlichen somatischen Zellen der Bastarde enthalten in ihren Kernen zwei vollständige Chromosomensätze, einen vollständigen Chromosomensatz des Vaters und einen zweiten des mütterlichen Individuums.

Über die Ursache der so verschiedenen Beeinflussung der Kernteilungen in den somatischen und den Geschlechtszellen macht sich Tischler (1915, S. 253), dem wir hierin folgen können, auf Grund der neueren Untersuchungen Boveris an zoologischen Objekten und seiner eigenen Befunde an pflanzlichen Bastarden folgende Vorstellung: Bei der Tetraden- und Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen von Bastarden wird auch in dem nicht allzu häufigen Fall einer scheinbar normalen Durchführung dieser Teilung bei der Bildung eines jeden Sporenkerns immer die Hälfte der Gesamtzahl der Chromosomen des Mutterkerns ausgeschaltet. Je nach der Art der so zustande kommenden Chromosomenkombinationen werden die Sporenkerne eine verschiedene Entwicklungsmöglichkeit erhalten. Ist nun zur Weiterentwicklung einer Spore der volle Chromosomensatz eines Elters nötig, so wird diese Forderung kaum je realisiert, der Bastard also vollkommen steril sein. Können einige Chromosomen des einen Elters dagegen durch solche des anderen ersetzt werden, so wird in wechselndem Maße Fertilität zustande kommen. Diese Überlegung macht auch verständlich, daß selbst in solchen Fällen, in welchen der Mechanismus der heterotypischen Teilung scheinbar völlig normal funktioniert, die Folgen einer ungünstigen

---

suchungen von Guignard, Sargant, Ernst und Strasburger ebenfalls eine Tendenz zur Vermehrung der Chromosomenzahl zeigen. Für die Ansicht Overtons, „daß die Chromosomenzahl des Gametophyten bei parthenogenetischen Angiospermen sich allmählich gehoben hat, bis sie die somatische Zahl erreichte", haben sich aber auch seither keine Beweise erbringen lassen. Vielmehr spricht alles dafür, daß Durchführung der Embryosackbildung mit der vollen, diploiden Chromosomenzahl des Sporophyten von Anfang an Grundbedingung für apogame Entwicklung überhaupt gewesen sein wird.

Chromosomenverteilung sich noch viel später in der Sterilität der Sporen oder Gameten äußern können.

Bei den apogamen Sippen dagegen fallen mit dem Ausbleiben der Reduktionsteilung die zwischen vegetativer und generativer Entwicklung bestehenden Unterschiede völlig weg. An Stelle einer heterotypischen Teilung findet in den Embryosackmutterzellen also eine ausgesprochen typische statt und sofern die Tetradenteilung dessenungeachtet sich abspielt, entstehen Sporen mit diploiden, denjenigen der Sporophytengeneration völlig entsprechenden Kernen. Daß solche diploide Sporen in morphologischer Hinsicht eine ähnliche Entwicklung zurücklegen können wie haploidkernige, ist im Grunde nicht mehr verwunderlich als die Tatsache, daß die aus einer Kreuzung entstehenden heterozygotischen Keimzellen eine der Homozygote ähnliche Entwicklung einschlagen oder daß bei Regeneration von Laubmoos-Sporophyten diploide Gametophyten entstehen. So werden also diploide Makrosporen apogamer Angiospermen trotz ihrer Diploidie dem gewöhnlichen Typus des normalen Embryosackes analoge Strukturen erzeugen, deren Eizellen sich auch ohne Befruchtung weiter entwickeln können.

Bei der Mannigfaltigkeit der Details in den Entwicklungsvorgängen und in der Differenzierung des Embryosackes der normalgeschlechtlichen Angiospermen ist nicht zu verwundern, daß auch bei den Apogamen eine ganze Anzahl solcher Abweichungen vom typischen Schema konstatiert worden sind. Damit soll natürlich keineswegs bestritten werden, daß einzelne dieser Abweichungen speziell durch die besondere Art der Fortpflanzung verursacht oder zusammen mit dieser als Abweichung vom Schema der normalgeschlechtlichen Verwandten zugleich entstanden sein könnten.

Die Ausbildung des Archespors apogamer Angiospermen ist in der Regel ebenso regelmäßig wie bei nächstverwandten sexuellen Formen. In einzelnen Fällen besteht es vielleicht aus einer größeren Anzahl von Zellen als bei den letzteren festgestellt worden ist. Die Tetradenteilung der Mutterzelle, die auch bei normalgeschlechtlichen Formen unabhängig von der Reduktionsteilung eine Verkürzung erfahren kann, wird, wie schon Seite 147 ausgeführt worden ist, vielfach nicht beeinflußt, während bei anderen eine stärkere Abkürzung ihres Verlaufes als bei den verwandten geschlechtlichen Arten festgestellt worden ist. Auch die Größe und Form des Embryosackes, die Lagerung der Kerne und die Ausbildung seiner Zellen sind in der Regel, trotz der somatischen Chromosomenzahl der Kerne, nicht viel anders als bei den verwandten sexuellen Formen. Eine auffallende Ausnahme macht in dieser Hinsicht nur das von Treub (1906) und Strasburger (1910c) untersuchte partiell apogame *Elatostema acuminatum*. Merkwürdigerweise zeigt es nicht

nur starke Abweichungen von der üblichen Entwicklungsnorm der Embryosäcke sexueller Angiospermen, sondern auch des verwandten, obligat apogamen *Elatostema sessile*. Tetradenteilung, Wachstum und Kernteilungen im Embryosacke, sowie die Differenzierung seiner Elemente verlaufen höchst unregelmäßig. Meist bleibt es bei der Bildung von nur vier freien Kernen. Sind sechs oder acht Kerne vor-

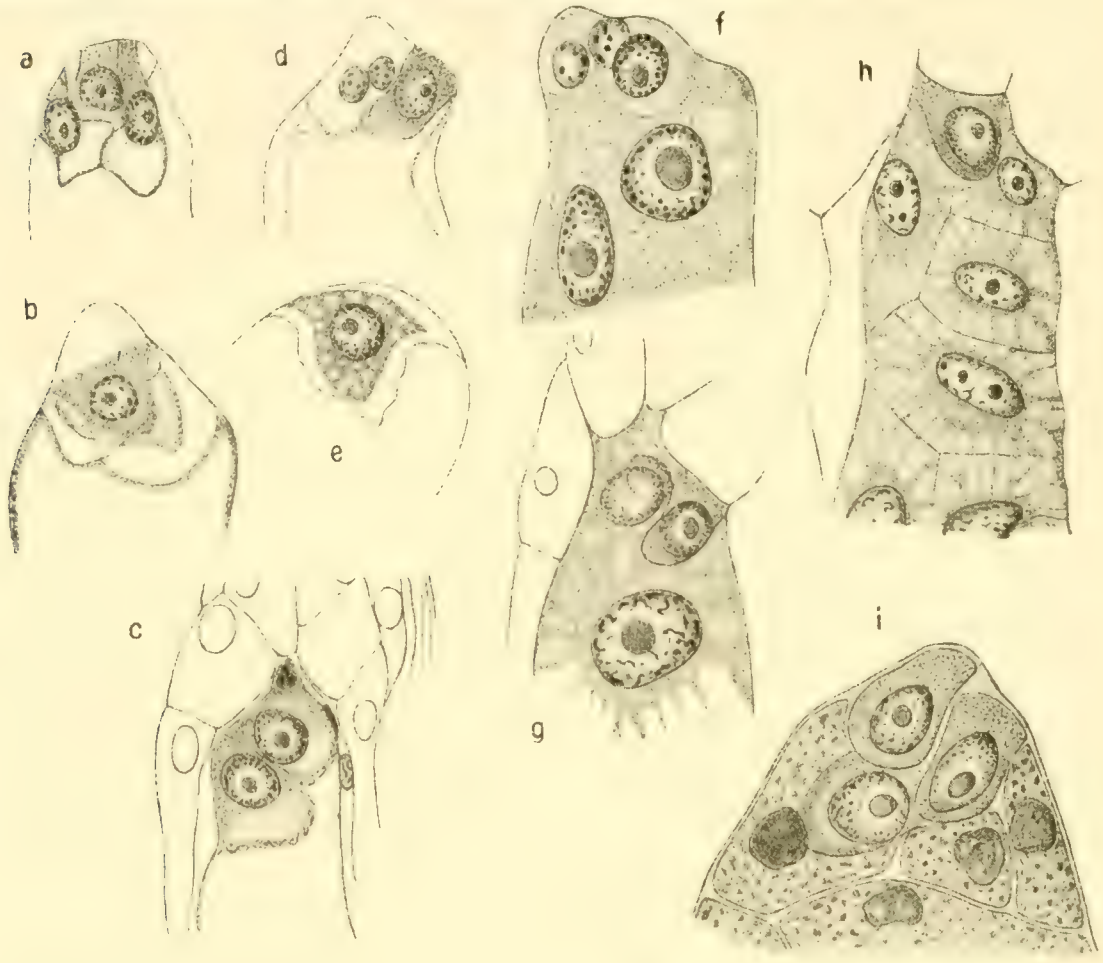



Fig. 90. Veränderungen der Zellen des Eiapparates vor und nach Beginn der apogamen Keimbildung am Scheitel des Embryosackes von *Burmannia coelestis*. *a—c* Schrumpfungserscheinungen und teilweise Verjüngung der entwicklungsfähigen Zellen vor dem Eintritt der Entwicklungserregung; *d—g* oberes Ende von Embryosäcken mit je einer sich entwickelnden Zelle und zwei degenerierenden Zellen des Eiapparates, in *f* und *g* die ersten Endospermkerne; *h* Scheitel des Embryosackes mit scharf umgrenzter Keimzelle kurz nach der Entstehung der ersten Endospermzellen; *i* Scheitel eines Embryosackes, in welchem alle drei Zellen des Eiapparates sich zu Keimzellen entwickelt haben, Endosperm zu Beginn der Wandverdickung und Speicherung der Reservestoffe. Nach Ernst (1912, Taf. 20, Fig. 15—17, Taf. 21, Fig. 9, 11—16. Vergr. 580/1).

handen, so sind sie doch nicht zu den bekannten Vierergruppen an den beiden Schmalseiten des Sackes angeordnet, sondern unbestimmt an der Embryosackwandung verteilt. Daher kommt es auch nie zur Ausbildung wirklicher Antipoden und nur selten zur Ausbildung

eines deutlich entwickelten Eiapparates. Die Keimbildung scheint nicht an einen bestimmten der im Embryosacke erzeugten Protoplasten gebunden zu sein und die keimbildende Zelle erfüllt nach Strasburger (1910c, S. 284) „auch in äußerer morphologischer Ausgestaltung kaum mehr die Ansprüche, die an ein Ei zu stellen wären.“ Annähernd in der Hälfte der von Treub untersuchten keimhaltigen Säcke fand sich der Embryo auch nicht, wie sonst üblich, am Scheitel vor.

Der Eizellenbildung apogamer Angiospermen folgt entweder sofort, oder in einzelnen Fällen erst nach längerer Ruheperiode die Entwicklung zum Embryo nach. Meistens ist ausschließlich die diploide Eizelle zur Keimbildung befähigt (ovogene Apogamie). In einigen wenigen Fällen können auch andere Zellen des diploiden Gametophyten zu Keimen auswachsen, so bei *Burmannia coelestis* und *Allium odorum* die Synergiden, bei letzterem auch die Antipoden[1]). Die diploiden Polkerne apogamer Pflanzen zeigen in der Regel ebenfalls abweichendes Verhalten. Ihre Verschmelzung unterbleibt vielfach. Sie treten unabhängig und getrennt voneinander in Teilung oder die ganze Endospermbildung geht nur von einem derselben, vom oberen oder vom unteren Polkern aus. Die früher viel zitierte Angabe, daß auch das aus den Polkernen hervorgehende Endosperm zur apogamen Keimbildung befähigt sei, hat sich als unrichtig erwiesen. Auch bei den apogamen *Balanophora*-Arten liegt nach neueren Untersuchungen (Ernst 1913) nicht Embryobildung aus Endospermzellen, wie erst von Treub (1898) und Lotsy (1899) angegeben worden ist, sondern ovogene Apogamie vor.

[1]) Der Umstand, daß Polyembryonie nicht bei allen apogamen Angiospermen häufig ist, spricht wohl dafür, daß auch im diploidkernigen Embryosacke einer Zelle, in der Regel der als Ei ausgestatteten Zelle, eine größere Entwicklungsfähigkeit eigen ist. Besonders merkwürdig ist, daß unter den im Embryosacke von *Elatostema acuminatum* gegebenen Verhältnissen nur ein Keim angelegt wird. Auch hier müssen sich also wohl, wie Strasburger (1910c, S. 282) angenommen hat, bestimmte Gegensätze zwischen den Kernen geltend machen, durch die schließlich einer für die Keimbildung besonders tauglich wird. Wäre dies nicht der Fall, so müßte es doch gelegentlich passieren, daß zwei Protoplasten völlig gleichzeitig zur Keimbildung schreiten. Strasburger und Treub haben aber bei *E. acuminatum* ebensowenig wie bei *E. sessile* Polyembryonie gefunden und wo Treub (l. c., S. 147) zwei Keime in derselben Samenanlage fand, waren auch stets zwei Embryosäcke zur Entwicklung gelangt, von denen jeder regelrecht nur einen Keim führte.

Alle diese eigenartigen Verhältnisse bei einer nur partiell apogamen Pflanze mit entwicklungsfähigem Pollen sprechen doch wohl gegen die bisherige Annahme einer allmählichen Entstehung der Apogamie als Folge des Geschlechtsverlustes. Die obligate Apogamie des *E. sessile* ist sicher nicht eine Weiterentwicklung der bei *E. acuminatum* herrschenden Verhältnisse. Beide Formen der Apogamie müssen unabhängig nebeneinander als verschiedene Reaktionsformen auf dieselbe äußere Bewirkung — Bastardierung — hin, in Erscheinung getreten sein.

Eine auffallende Eigentümlichkeit einzelner Angiospermen mit Geschlechtsverlust besteht darin, daß die Embryobildung überhaupt nicht mehr auf die Elemente des Embryosackes beschränkt ist. Zellen umgebender Gewebe können als vegetative Keime in den Embryosack hineinwachsen. In einigen Fällen wird sogar neben dem sich aus dem Archespor ableitenden Embryosack oder als Ersatz desselben ein zweiter diploidkerniger Embryosack durch ähnliche Entwicklung einer dem Nucellus oder einem Integument angehörenden Zelle erzeugt, dessen Eizelle schließlich zum Embryo wird. Solche Vorgänge sind im besonderen bei den apogamen *Alchemillen* und vor allem bei *Hieracium*-Arten beschrieben worden. Es liegt in diesen letzteren Fällen also nicht mehr Apogamie im eigentlichen Sinne, sondern eine Erscheinung vor, die in Analogie zu den Fortpflanzungsvorgängen bei den isosporen *Filices* wegen der Umgehung der Sporenbildung als Aposporie zu bezeichnen sein wird.

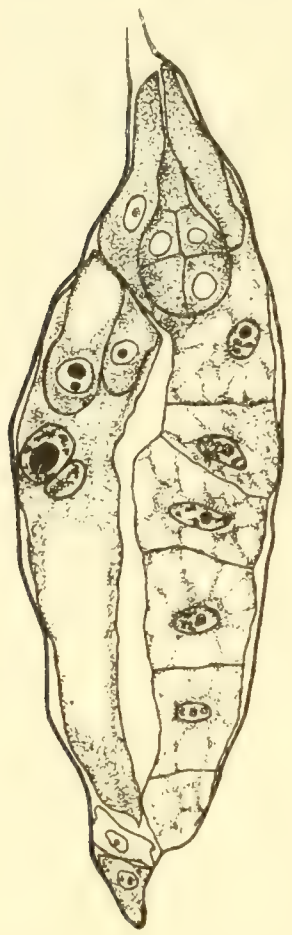


Fig. 91. Normaler und apospor entstandener Embryosack in einer Samenanlage von *Hieracium flagellare*. Der apospor entstandene Embryosack (rechts) mit Embryo und Endosperm; der nach normaler Tetradenteilung und Reduktion aus einer Makrospore hervorgegangene kleinere Embryosack (links) mit Eizelle, Synergide und Polkernen; Befruchtung und Weiterentwicklung der Eizelle sind ausgeblieben. Nach Rosenberg (1907, Fig. 9 A, S. 161).

Alle diese verschiedenen Möglichkeiten führen aber zu demselben Resultat: eine diploide Zelle entwickelt sich in einer dem normalen Gametophyten analogen Bildung zu einem neuen Keim. Damit wird die Weiterentwicklung der Samenanlage zum Samen, mit allen bei den verwandten sexuellen Formen zur Ausbildung gelangenden Teilen, Nährgewebe, Samenschale usw., sowie die Entwicklung des ganzen Gynaeceums zur reifen Frucht, ausgelöst.

## 5. Die Entwicklungserregung der Eizelle im Embryosacke der Apogamen.

In allen Fällen der ovogenen Apogamie bei Angiospermen, Pteridophyten und Thallophyten sind die zur Keimbildung übergehenden Eizellen weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig. Versuche mit Selbstbefruchtung, Fremdbefruchtung oder Bastardierung haben bis jetzt völlig fehlgeschlagen.

Die Befruchtungsbedürftigkeit der Eizellen sexueller Pflanzen kommt darin zum Ausdruck, daß sie nur dann zur Weiter-

entwicklung befähigt sind, wenn sie mit einer anderen Gamete verschmelzen oder wenn, in Fällen der generativen Parthenogenesis, der normalerweise durch die Befruchtung gegebene Reiz durch andere entwicklungserregende Reize ersetzt wird. Bei der normalen Befruchtung findet durch die Vereinigung der beiden Gametenkerne eine Verdoppelung der Chromosomenzahl im Zygotenkerne statt. Wäre es nun die Verdoppelung der Chromosomenzahl an sich, die dem Ei die ihm mangelnde Entwicklungsfähigkeit verleiht, so könnte

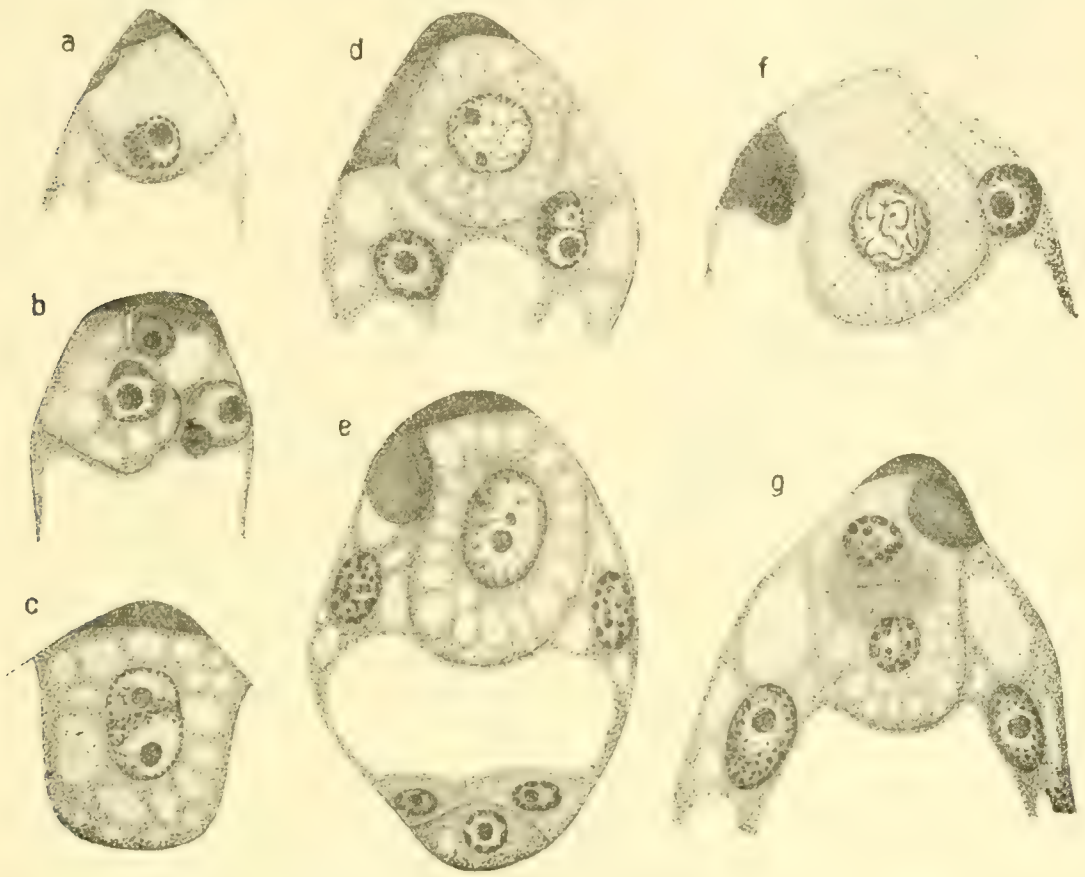



Fig. 92. Entwicklung der befruchteten Eizelle von *Rafflesia Patma* zum zweizelligen Embryo. *a*—*c* verschiedene Stadien aus dem Verschmelzungsprozeß von Eikern und Spermakern. In *b* auch Vereinigung des zweiten Spermakerns mit dem Verschmelzungsprodukt der Polkerne. *d* Kern der Keimzelle mit zwei Nukleolen, unter der Keimzelle im Plasma die beiden ersten Endospermkerne; *e* Embryosackscheitel mit großer Keimzelle, Pollenschlauchresten, den beiden ersten Endospermkernen; *f* Kern der Keimzelle in den Prophasen der Teilung; *g* Keimzelle mit Phragmoplast der ersten Teilung, Pollenschlauchreste, zwei Endospermkerne. Nach Ernst und Schmid (1913, Taf. 6, Fig. 4, 6, 7, 10—13).

man daraus schließen, daß die Befruchtungsbedürftigkeit nur durch den Besitz der haploiden Chromosomenzahl bedingt sei und eine besondere Entwicklungserregung für die diploiden Eizellen apogamer Pflanzen von vornherein nicht notwendig sein werde. Solche Gedankengänge haben offenbar u. a. Overton (1904, S. 281) zur Annahme veranlaßt, daß der Besitz der somatischen Chromosomenzahl

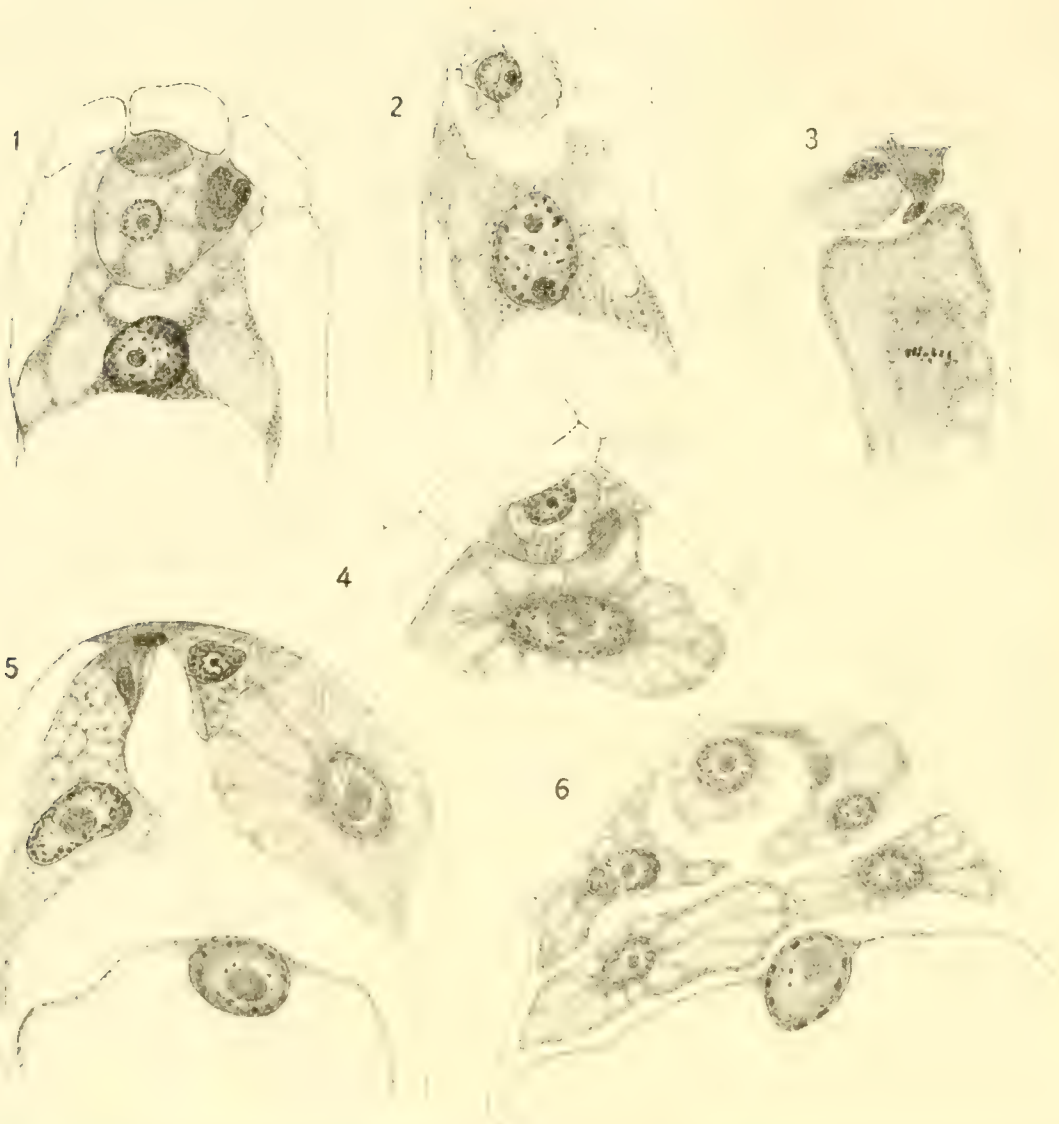



Fig. 93. Umwandlung der Eizelle zur Keimzelle im Embryosacke der apogamen *Balanophora elongata Bl.* *1* Embryosackscheitel mit gut entwickelter Eizelle und den beiden degenerierenden Synergiden. Unter der Eizelle reichliches, vakuoliges Embryosackplasma mit dem oberen Polkern *(oP)*. *2* Embryosackscheitel vor der ersten Teilung des oberen, stark gewachsenen Polkernes, Eizelle mit stark geschrumpftem Plasma, aber deutlichem Kern mit Nukleolus. *3* Eizelle und Reste der beiden Synergiden, Kern der einen durch Fragmentation in drei Stücke zerfallen, oberer Polkern in dichtem Plasma unterhalb der Eizelle in Teilung. *4* Eiapparat mit degenerierenden Synergiden und verkleinerter Eizelle, darunter die erste Endospermzelle mit großem Kern und vakuolenreichem Plasma (der kontrahierte Wandbelag der großen Basalzelle mit ihrem Kern nicht gezeichnet). *5* Scheitel des Embryosackes nach der zweiten Endospermkernteilung, die erste Endospermzelle ist durch eine Längsteilung in zwei nebeneinander liegende Zellen geteilt worden, darunter der dünne Wandbelag der Basalzelle mit großem Kern, am Scheitel des Embryosackes Reste der beiden Synergiden und die Eizelle. *6* Eizelle nach Beginn ihrer Entwicklung zur Keimzelle, mit vakuoligem Plasma und großem Kern, sowie Reste der Synergiden, zwischen den Zellen der oberen Etage des Endosperms eingesenkt. *e* Eizelle, *s* Synergiden, *E* Endospermzellen, *oP* oberer Polkern, *Bk* Kern der großen Basalzelle. Nach Ernst (1913, Taf. 1, Fig. 13—17, Taf. 2, Fig. 1. Vergr. 620/1).

allein schon die Entwicklungsfähigkeit des Eies garantiere und bei dem von ihm untersuchten *Thalictrum purpurascens* die Befruchtung „überflüssig" sei, weil infolge der unterbliebenen Reduktion im Ei schon die diploide Chromosomenzahl vorhanden sei. Nach Strasburgers Ansicht ist das diploide Ei einer apogamen Pflanze in Wirklichkeit schon befruchtet und zwar in dem Sinne, daß der Zustand, den die Befruchtung in seiner Mutterpflanze schuf, in ihm noch fortdauert, da er nicht durch eine Reduktionsteilung, gewissermaßen durch Entfruchtung wieder aufgehoben worden ist. Da das diploide Ei schon bei seiner Anlage mit einer doppelten Chromosomenzahl versehen ist, tritt nach ihm nicht wesentlich Anderes in die Entwicklung als eine Zelle des Vegetationskörpers, welche eine diploide Knospenanlage oder einen diploiden adventiven Keim liefert. Die Verhältnisse liegen indessen doch nicht so einfach. Die Untersuchungen an verschiedenen apogamen Angiospermen haben nämlich gezeigt, daß die Weiterentwicklung der im Embryosacke entstandenen diploidkernigen Eizelle oder anderer sie vertretender Zellen nicht immer in unmittelbarem Anschlusse an ihre Entstehung erfolgt. Bei einzelnen apogamen Angiospermen setzt allerdings die Embryobildung sehr rasch ein und Beobachtungen von Murbeck an *Alchemilla*, auch von Rosenberg bei *Hieracium* haben ergeben, daß nicht nur völlige Ausbildung des Embryosackinhaltes, sondern auch die Embryoentwicklung schon in ungeöffneten Blüten stattfinden kann. Bei mehreren anderen Apogamen ist aber die Wahrnehmung gemacht worden, daß die Weiterentwicklung ihrer Eizelle zum Keim erst nach einer Ruheperiode, vielfach auch erst nach Gestaltsänderungen derselben und kräftig erst nach dem Beginn der Endospermbildung einsetzt. Solche Feststellungen sind, um nur einige Beispiele zu nennen, bei *Burmannia coelestis*, sowie bei *Balanophora elongata* und *globosa* gemacht worden. Bei diesen apogamen Pflanzen beginnt die Weiterentwicklung der Eizelle im Vergleich zur Endospermentwicklung sehr spät. Es geht ihr meistens eine starke Volumenabnahme der Eizelle voraus. Ihr Saftraum verschwindet, der Zellraum wird dadurch erheblich vermindert und ist durch Zytoplasma und Kern völlig ausgefüllt. Am auffallendsten ist die der Weiterentwicklung vorausgehende Verkleinerung der Eizelle bei *Cotylanthera tenuis*, einer saprophytischen Gentianaceae (vgl. Ernst, 1913a, S. 142). Die Eizellen dieser Pflanze sind zur Zeit der freien Endospermkernteilung auf den Kern und eine umhüllende dünne Plasmaschicht reduziert und so klein und unscheinbar, daß sie überhaupt erst nach langem Suchen entdeckt wurden.

Ähnliches ist übrigens nicht nur bei den Angiospermen, sondern auch bei Kryptogamen beobachtet worden. Für *Marsilia Drummondii*

gibt Strasburger (1907a, S. 137) an, daß das unbefruchtete Ei, trotz seiner Doppelzahl von Chromosomen, erst verspätet in die apogamische Entwicklung eintritt, da offenbar ein gewisser Widerstand zu überwinden sei. Auch bei der apogamen *Chara crinita* konnte ich zu verschiedenen Malen Wahrnehmungen machen, welche an die Verzögerung der Eientwicklung bei höheren Pflanzen erinnern. Während bei den einen Kulturen apogamer Pflanzen reife Sporen bis fast an den Scheitel der Sprosse vorkommen, finden sich in anderen Kulturen Sprosse, die mehrere deutlich voneinander getrennte Quirle mit noch unentwickelten Oogonien aufweisen. Da nun im Verlaufe des Sommers durchschnittlich in der Woche ein Quirl gebildet wird, muß im einen Fall die Umwandlung der Eizellen zu Dauersporen im Verhältnis zum Sproßwachstum sehr rasch, im anderen dagegen verlangsamt stattfinden.

Wahrscheinlich ist also in all diesen, in morphologischer Hinsicht so verschiedenartigen Fällen die durch das Ausbleiben der Reduktion und die Ausbildung diploider Eizellen zum Ausdruck kommende Tendenz zu rascher Entwicklung an und für sich offenbar nicht genügend stark, um ohne weiteres die Entwicklung der Eizelle auszulösen. Der durch eine normale Befruchtung gegebene Reiz ist allerdings zur Weiterentwicklung der diploiden Eizelle nicht notwendig. Sie scheint aber doch zu ihrer Weiterentwicklung eines gewissen äußeren Anstoßes zu bedürfen.

Winkler hat schon 1906 (l. c. S. 260) darauf hingewiesen, daß die Auslösung echter Parthenogenesis in Zusammenhang mit der experimentellen Erforschung der Zellteilung überhaupt zu behandeln sein werde. Wird die Frage nach den Ursachen der letzteren beantwortet, so dürfte damit nach seiner Ansicht auch die erstere entschieden sein; denn offenbar sei „für die Entwicklung des Eies das Wichtigste die Induzierung der ersten Teilung, wenigstens bei Eiern, die im Verbande mit der Mutterpflanze keimen. Ist diese erste Teilung einmal induziert, so scheint es keines weiteren besonderen Anstoßes zu bedürfen, um die Weiterentwicklung zu veranlassen".

Da auch bei den apogamen Blütenpflanzen von dem Momente an, da die Reduktion unterbleibt, die Weiterentwicklung keineswegs eine kontinuierliche ist, sondern das diploidkernige Ei häufig spät mit seiner Entwicklung beginnt, ist wahrscheinlich, daß es einen von außen kommenden Anstoß zu seiner Entwicklung erwartet. Winkler hält es für möglich, daß in der Ontogenie dieser Pflanzen sich Reize geltend machen, welche durch diejenigen der künstlichen Parthenogenese ersetzt werden könnten. Fraglich erscheint es ihm aber, ob diese oder ähnliche Reize auch die phylogenetische Entstehung dieser Fälle von Apogamie mit dem Aus-

bleiben der Reduktion und dem erfolgten Geschlechtsverlust verursacht haben könnten.

Bei *Chara crinita* sind es offenbar bestimmte Kombinationen der äußeren Faktoren (Konzentration der umgebenden Lösung, Ernährungszustand der Pflanzen, Temperaturverhältnisse), welche die Auslösung der apogamen Entwicklung der einzelnen diploiden Eizellen fördern und beschleunigen. Bei den höheren Pflanzen ist anzunehmen, daß die der diploiden Eizelle schon innewohnende Entwicklungsfähigkeit durch solche Reize weiter angeregt wird, die in der Hauptsache von einer reichlichen Ernährung ausgehen. Infolge der organischen Einfügung des Embryosackes oder der denselben vertretenden Zellen in den Gewebe- und Ernährungsverband eines größeren Organes werden solche trophische Reize bei den Angiospermen eine ungleich größere Rolle spielen als bei der Entwicklungserregung diploider Eizellen von Moosen und Pteridophyten. Übergangsstadien zwischen den homosporen Filices und den Angiospermen bilden allerdings auch in dieser Hinsicht die heterosporen Formen, wie *Marsilia* und *Selaginella*, bei welchen ja Prothalliumentwicklung, Erzeugung der Geschlechtsorgane und bei den aposporen Formen wahrscheinlich auch der Keime, vielfach schon zu einer Zeit durchgeführt wird, da die Spore selbst noch in ihrem Behälter eingeschlossen ist.

Mit der Annahme solcher durch die Nährstoffzufuhr gegebener entwicklungserregender Reize ziehen wir wiederum nur einen Faktor in den Kreis unserer Beweisführung, dessen Bedeutung wenigstens für das Zustandekommen des veränderten Teilungsverlaufes der Embryosackmutterzelle auch schon früher hervorgehoben worden ist. So schreibt Strasburger (1905, S. 145): „Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge (d. h. apogame Fortpflanzung) aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwertung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes."

Im Verlaufe von Betrachtungen über Fragen vergleichender Embryologie ist in allerletzter Zeit E. Jacobsson-Stiasny zu Ansichten und Schlüssen gelangt, welche mit den oben entwickelten Vorstellungen über die Vorgänge der Auslösung apogamer Embryobildung weitgehend übereinstimmen. Aus der Vergleichung der Embryosackentwicklung innerhalb verschiedener Angiospermen-Familien scheint ihr hervorzugehen, daß eine ganze Anzahl von Hemmungen und Förderungen im Verlaufe der Samenbildung

von Angiospermen durch Änderung der Ernährungsbedingungen, speziell durch reiche Nahrungszufuhr, veranlaßt werden. Diese Modifikationen des normalen Entwicklungsganges äußern sich z. B. in der verschiedenen Ausbildung des Archespors, im Verlauf der Tetradenteilung, im Schicksal der Makrosporen, in der Ausbildung des Basalendes im Embryosack (Antipoden), in der Ausbildung der den Embryosack umgebenden Nucelluszellen usw. Die Gesamtheit der zur Embryobildung bei Apogamen führenden Vorgänge bildet nur eine, allerdings wohl die komplizierteste Gruppe dieser Hemmungs- und Förderungserscheinungen. Die Vergleichung der eigenartigen Verhältnisse bei der Tetraden- und Reduktionsteilung sowie der Embryosackentwicklung, besonders bei den Compositen und Urticaceen, führt die Verfasserin (1916, S. 64) zur Frage, „ob nicht gerade eine Förderung der Nahrungszufuhr die Ursache dieser merkwürdigen Hemmung der Reduktionsteilung darstellt, die hier in so verschiedenen Stufen auftritt". Auf diese Weise würde sich, wie sie weiter ausführt, „das Vorkommen der Parthenogenesis auch hier ohne Beiziehung eines teleologischen Elementes befriedigend erklären lassen, indem günstige Ernährungsbedingungen durch die Hemmung der Reduktionsteilung cytologisch die Möglichkeit der somatischen Parthenogenese, außerdem aber auch noch in dem Sinne die notwendigen Bedingungen schaffen, daß sie die Wirkung des Pollenschlauches ersetzen". Gegenüber den meisten früheren Erklärungsversuchen werden von E. Jacobsson-Stiasny für die beiden wichtigsten Momente im Vorgange der Samenbildung bei Apogamen — Ausfall der Reduktion und Entwicklungserregung der diploiden Eizelle — sowohl in ihrem Verhältnis zueinander, wie auch im Vergleich zu den korrespondierenden Vorgängen bei amphimiktischen Verwandten, an Stelle finaler kausale Beziehungen angenommen. Unsere Arbeitshypothese setzt die Reihe kausaler Beziehungen noch weiter fort, indem sie als Grund der in der Embryosackentwicklung Hemmung und Förderung auslösenden Ernährungsänderung den hybriden Ursprung der apogamen Pflanzen annimmt.

Man könnte gegen die Annahme von Ernährungseinflüssen für das Zustandekommen apogamer Entwicklung bei Bastarden einwenden, daß sich dieselben nicht bei allen Artbastarden geltend gemacht hätten, die zur geschlechtlichen Fortpflanzung unfähig sind, warum also neben apogamen noch sterile Bastarde existierten. Demgegenüber darf darauf hingewiesen werden, daß Verschiedenheiten in der Mitwirkung von Ernährungseinflüssen sowohl bei der Entwicklung des Archespors, im Verlaufe der Tetradenteilung und vor allem wieder bei der Entwicklung der Eizellen ebensogut auf inneren Verschiedenheiten beruhen können, wie der bis

jetzt allgemein anerkannte, aber ebenfalls noch völlig unerklärte Umstand, daß ein Teil der Artbastarde steril, andere aber fertil sind. Durch die Annahme einer hinsichtlich ihrer Fortpflanzungserscheinungen neuen Kategorie, der apogamen Artbastarde, wird zunächst die Frage nach dem eigentlichen Grunde des verschiedenen Verhaltens der Bastarde weder kompliziert noch vereinfacht.

## 6. Zusammenfassung und Thesen.

1. Das Vorkommen von natürlichen Bastarden gibt kein Maß für die Möglichkeiten der Bastardbildung innerhalb eines Verwandtschaftskreises. Eine ganze Anzahl äußerer Hinderungsgründe, welche in der Natur Kreuzungen zwischen oft nahe verwandten Sippen und Arten ausschließen, können im Experiment leicht beseitigt werden. Im allgemeinen ist der Grad der Verwandtschaft ausschlaggebend für das Gelingen der Kreuzung, doch geht in vielen Verwandtschaftskreisen der Erfolg der Kreuzung — vergleichbar der Eignung zu Transplantationen, Pfropfungen usw. — der systematischen Verwandtschaft nicht direkt parallel.

2. Die Artbastarde zeigen in ihrer Fortpflanzung alle nur denkbaren Abstufungen zwischen vollkommener Fruchtbarkeit und völliger Sterilität. Auch die Fruchtbarkeit der Bastarde nimmt im allgemeinen mit dem Grade der systematischen Verwandtschaft ab, so daß im allgemeinen häufig und leicht entstehende Bastarde eher fertil, nur selten oder ganz ausnahmsweise entstehende Bastarde eher steril sind. Von der Abnahme der Fruchtbarkeit wird nur die geschlechtliche Fortpflanzung, dagegen nicht die vegetative Vermehrung der Artbastarde betroffen.

3. Vegetative Vermehrung steriler Artbastarde kann zur Entstehung von Sippen mit ausschließlich apomiktischer Vermehrung führen. Sie trägt dazu bei, daß die Artbastarde für die Zusammensetzung und die Formenbildung im Pflanzenreich von ungleich größerer Bedeutung sind als für das Tierreich.

4. Artfremde Befruchtung führt häufig zur Vereinigung von Gameten mit nicht aufeinander angepaßten Kern- und Plasmamassen. Der durch solche Befruchtungsvorgänge ausgelöste Entwicklungsreiz ist in der Regel nicht dermaßen ausgeglichen, daß eine mit den Elternarten übereinstimmende normale Ontogenese des Bastardes möglich wäre. Infolgedessen haftet vielen Bastarden eine gewisse Zartheit und Schwäche in der gesamten Entwicklung an, andere dagegen sind mit einer ungewöhnlichen Vegetationskraft begabt, wobei die Erscheinung der Luxuration sich ausschließlich in der vegetativen Gestaltung oder auch in der Fruktifikation geltend machen kann.

5. Die apogamen Pflanzen zeigen in ihrer vegetativen Entwicklung und vielfach auch in ihrer Fruktifikation besonders große Ähnlichkeit mit luxurierenden Bastarden. Einzelne sind in vegetativer Hinsicht entschieden besser, andere zum mindesten nicht schwächer entwickelt als die nächstverwandten sexuellen Arten. Verschiedene apogame Angiospermen verdanken der Üppigkeit ihrer vegetativen Entwicklung, der Leichtigkeit ihrer vegetativen Vermehrung und im besonderen ihrer außerordentlich reichlichen und von Witterungs- und anderen äußeren Einflüssen fast unabhängigen Frucht- und Samenbildung ihre weite Verbreitung und ihre lokal vielfach außerordentlich große Individuenzahl.

6. Den meisten apogamen Pflanzen geht wie den sterilen Artbastarden die Fähigkeit ab, die Pollenentwicklung bis zur Bildung befruchtungsfähiger Geschlechtszellen durchzuführen. Beide Reihen von Entwicklungsvorgängen weisen Defekte auf, die sich schon bei der Ausbildung des Archespors, besonders häufig aber während der Vorbereitung, während oder unmittelbar nach der Durchführung der Tetraden- und Reduktionsteilung äußern. Auch scheinbar völlig normal durchgeführte Tetradenteilungen liefern in der Regel nur verkümmernde und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner.

7. Die Übereinstimmung in den Anomalien der Pollenbildung bei sterilen und halbsterilen Bastarden einerseits, der apogamen Angiospermen anderseits legt die Frage nahe, ob nicht bei den letzteren gleich wie bei den ersteren die Ursache dieser Störungen in einem vorausgegangenen Bastardierungsakt gegeben sein könnte. Bei Annahme eines hybriden Ursprungs der apogamen Pflanzen würde die Ursache ihrer Pollensterilität gleich wie bei sterilen Hybriden darauf beruhen, daß ihren Zellen infolge des stark heterozygotischen Charakters der Kerne ein von den fertilen Arten und Bastarden abweichender Bau zukommt, der sie an der Ausführung gewöhnlicher Kern- und Zellteilungen nicht hindert, dagegen offenbar die Vorbereitung und Durchführung der komplizierteren Reduktions- und Tetradenteilung unmöglich macht.

8. Bei sterilen Hybriden wie bei apogamen Angiospermen ist die Rückbildung der männlichen Organe viel stärker als diejenige der weiblichen, doch zeigen auch diese häufig Degenerationsformen mit zeitlich sehr verschiedenem Beginn der sichtbaren Verkümmerung. Bei den sterilen Bastarden scheitert in sämtlichen Samenanlagen die Ausbildung eines Embryosackes mit befruchtungsfähiger Eizelle an den mit den Vorgängen der Reduktion nicht vereinbaren Entwicklungstendenzen und -möglichkeiten der heterozygotischen Kerne. Der Versuch, den Übergang von der Sporophyten- zur Gametophyten-Generation durch eine normale Reduk-

tions- und Tetradenteilung zu vollziehen, mißlingt. Bei den Apogamen dagegen entwickelt sich wenigstens ein Teil der Samenanlagen ohne Befruchtung zu reifen, keimhaltigen Samen. Dies ist, auch bei Annahme eines hybriden Ursprungs und damit einer den sterilen Hybriden entsprechenden Beschaffenheit der Kerne, dadurch möglich, daß die Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen völlig unterdrückt oder nach Zurücklegung der ersten Stadien wieder rückgängig gemacht wird. Auf dem Wege gewöhnlicher, vegetativer Teilungen erfolgt die Fortsetzung des Entwicklungsganges von der Sporophyten-Generation zu einer ebenfalls diploiden Gametophyten-Generation.

9. Bei einer größeren Anzahl von apogamen Angiospermen ist ausschließlich die diploide Eizelle des Embryosackes zur Keimbildung befähigt. In einigen wenigen Fällen können auch Synergiden oder Antipoden zu Keimen auswachsen. Eine auffallende Eigentümlichkeit einzelner Angiospermen mit Geschlechtsverlust besteht darin, daß die Embryobildung überhaupt nicht mehr auf die Elemente des Embryosackes beschränkt ist. Zellen umgebender Gewebe können als vegetative Keime in den Embryosack hineinwachsen, oder apospore Embryosäcke außerhalb des sporogenen Gewebes der Samenanlagen entstehen und die Erzeugung eines Keimes übernehmen. Alle diese verschiedenen Möglichkeiten führen aber zu demselben Resultat: eine diploidkernige Zelle entwickelt sich in einer dem normalen Gametophyten analogen Bildung zu einem neuen Keime und regt dadurch gleichzeitig die Weiterentwicklung der Samenanlage und im Verein mit anderen auch diejenige des Gynaeceums zur reifen Frucht an.

10. Die Weiterentwicklung der im Embryosacke apogamer Angiospermen enthaltenen diploidkernigen Eizelle zum Keim folgt ihrer Entstehung nicht immer unmittelbar nach. Sie setzt häufig erst dann ein, nachdem der Embryosack bedeutend gewachsen, die Endospermbildung schon weit vorgeschritten ist und nachdem die Eizelle selbst während einer Ruheperiode auffallende Gestalts- und Größenänderungen erfahren hat. Die im Ausbleiben der Reduktion und in der Ausbildung des diploidkernigen Embryosackes zum Ausdruck kommende Tendenz zur raschen Zurücklegung des zwischen zwei Sporophyten sich einschaltenden Gametophytenstadiums ist offenbar nicht immer stark genug, um auch die Entwicklung der Eizelle zum Embryo auszulösen. Der in einer normalen Befruchtung gegebene Reiz zur Weiterentwicklung ist zwar für diese diploide Eizelle nicht notwendig, doch scheint sie immerhin eines gewissen äußeren Anstoßes zu bedürfen.

11. Bei wasserbewohnenden Thallophyten, wie z. B. bei *Chara*

*crinita,* sind es offenbar bestimmte Kombinationen der äußeren Faktoren (Temperatur, Konzentration der umgebenden Lösung, Ernährungszustand der Pflanzen), welche die Auslösung der apomiktischen Entwicklung der einzelnen diploiden Eizelle fördern und beschleunigen. Bei den höheren Pflanzen, im besonderen den Angiospermen, werden infolge der organischen Einfügung des Embryosackes in die Gewebe und den Ernährungsverband eines größeren Organes des Sporophyten wohl vorwiegend trophische Reize als Auslösung der Entwicklung in Frage kommen.

Neuntes Kapitel.

# Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen.

Unter den Ursachen oder doch wenigstens regelmäßigen Begleiterscheinungen der habituellen Apogamie ist sehr häufig auch eine im Verhältnis zu den verwandten befruchtungsbedürftigen Arten erhöhte Chromosomenzahl genannt worden. So hat u. a. Rosenberg (1907, S. 168) auf die Möglichkeit solcher Beziehungen hingewiesen: „In *Hieracium* there is a great variation as regards the number of chromosomes, and it is remarkable that the greatest number is to be found in the apogamic forms. It seems to me that this fact lies in connection with the apogamy, not the number itself, but the fact that it is a double number." Strasburger hat seit 1904 zu verschiedenen Malen ähnliche Gedankengänge verfolgt und schrieb in der letzten Untersuchung, die sich mit den Problemen der Apogamie und Parthenogenesis beschäftigt (1910b, S. 424): „Tatsächlich begleitet Chromosomenreichtum die allermeisten der bisher konstatierten Fälle von Ooapogamie, so daß es von Anfang an nahe lag, einen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen." An anderer Stelle der gleichen Arbeit bemerkt er allerdings, daß eine über Diploidie hinausgehende Steigerung der Chromosomensätze keinesfalls als einzige Ursache jener Änderung anzusehen sei, und allem Anscheine nach sich Ooapogamie auch infolge anderer Ursachen, z. B. infolge von Dioecie einstelle, wenn diese die regelrechte Fortpflanzung erschwert habe.

Die Durchsicht des bis jetzt vorliegenden Tatsachenmaterials scheint mir nun zu ergeben, daß Apogamie durchaus nicht immer mit einer Vermehrung der Chromosomenzahl verbunden ist. Andererseits ist nachträgliche Erhöhung der Chromosomenzahlen auch in nicht apogamen Verwandtschaftskreisen, und was für unsere Hypothese besonders wichtig ist, auch bei Mutationen und im Anschluß an Bastardierungen sicher festgestellt worden.

Es sei gestattet, hierfür die wichtigsten cytologischen Belege zusammenzustellen. Ich beschränke mich dabei, wie im vorigen

Kapitel, auf die Anführung von Beispielen aus der Reihe der Angiospermen. Die Verhältnisse bei den Pteridophyten, Moosen und Thallophyten werden in diesem Abschnitt nicht mehr berücksichtigt. Wir haben ja bereits festgestellt, daß Angaben über das Vorkommen von natürlichen Bastarden bei denselben zum großen Teil fehlen, unvollständig oder unsicher sind. Außerdem sind auch experimentelle Untersuchungen über Bastardierung nicht nur bei Thallophyten und Moosen, sondern auch bei Pteridophyten noch außerordentlich selten. Bei diesen letzteren liegen überdies der hohen Chromosomenzahlen wegen für eine Vergleichung von wirklichen oder mutmaßlichen Bastarden mit Apogamen nur selten eindeutige Verhältnisse vor. Auch bei den Angiospermen[1]) möchte ich mich auf anerkannt sichere Beispiele beschränken, für welche neben der Chromosomenzahl der apogamen Formen auch diejenige verwandter, befruchtungsbedürftiger Pflanzen, von Bastarden und ihren Eltern bekannt sind. Die Namen der Bastarde und der Apogamen seien in den nachfolgenden Listen gesperrt, diejenigen der befruchtungsbedürftigen Arten, respektive der Bastardeltern in gewöhnlicher Schrift wiedergegeben. Für jede Art wird die Chromosomenzahl des Sporophyten und diejenige der Gametophyten-Generation getrennt aufgeführt. Bei den sexuellen Formen ist erstere diploid, die letztere haploid. Bei den Apogamen findet der ganze Entwicklungsgang mit der diploiden Chromosomenzahl statt. Indessen ist mindestens bei der Hälfte der apogamen Angiospermen die Teilung der Pollenmutterzellen ganz oder teilweise mit einer Reduktion verbunden. Neben der Chromosomenzahl des Sporophyten wird daher in den nachfolgenden Listen speziell diejenige des weiblichen Gametophyten, des Embryosackes und der Eizelle, angegeben, deren Entwicklung bei den Apogamen allein für die Keimbildung in Betracht kommt. Bei den sexuellen Formen stimmt selbstverständlich die Chromosomenzahl des weiblichen mit derjenigen des männlichen Gametophyten und damit diejenige von Eizelle und Spermakern überein.

[1]) Bezüglich weiterer Angaben über Chromosomenzahlen sei auf die Arbeit Tischlers (1915) verwiesen. Sie enthält (S. 168—203) alle bis 1915 bekannt gewordenen wichtigeren Mitteilungen über Chromosomenzahlen bei Pflanzen und basiert auf den Angaben von ca. 550 im Literaturverzeichnis zitierten cytologischen Arbeiten.

Eine weitere Liste von Chromosomenzahlen im Pflanzenreich, die mir allerdings erst lange nach der Redaktion dieses Kapitels zugekommen ist, hat 1916 M. Ishikawa veröffentlicht. Sie enthält eine größere Anzahl neuester Angaben aus Arbeiten japanischer Forscher, die mir in den Originalen zur Zeit noch nicht vorliegen. Besonders zahlreich sind neue Daten über *Compositae*, von denen nicht weniger als 78 Arten (inkl. einiger Varietäten) aus 28 Gattungen aufgeführt werden, während die Liste Tischlers erst 15 Gattungen mit 34 Arten enthält.

## A. Die Chromosomenzahlen der apogamen und verwandter sexueller Angiospermen.

| | Fortpflanzung | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im ♀ Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|---|
| Saururaceae. | | | | |
| Houttuynia cordata[1]) . . | apogam | 52—56 | 52—56 | Shibata und Miyake 1908 |
| Urticaceae. | | | | |
| Elatostema sessile . . . | „ | 32 | 32 | Strasburger 1910 |
| „ acuminatum[2]) | partiell apogam | 32 | 32 od. 16 | „ „ |
| Urtica dioica . . . . . | sexuell | 32 | 16 | „ „ |
| Polygonaceae. | | | | |
| Rumex acetosa, hispanicus, arifolius, nivalis . . . . . | partiell apogam? | 16 | 16 od. 8 | Roth 1906 |
| Rumex scutatus . . . . . | sexuell? | 24 | 12 | „ „ |
| „ acetosella . . . . . | „ | 32 | 16 | „ „ |
| „ cordifolius . . . . | „ | ca. 40 | ca. 20 | „ „ |
| Ranunculaceae. | | | | |
| Thalictrum purpurascens[2]) . . . . . | partiell | 24 | 24 od. 12 | Overton, J. B. 1904 |
| | apogam | 48 | 48 od. 24 | „ „ „ 1909 |
| Thalictrum minus . . . . . | sexuell | 24 | 12 | „ „ „ 1904 |
| Helleborus-, Delphinium- und Aconitumarten . . . . . | „ | 24 | 12 | Lit. bei Tischler 1915 |
| Rosaceae. | | | | |
| Alchemilla, die meisten europäischen Elementararten der Section Eualchemilla . | apogam | 64 | 64 | Strasburger 1905 |
| Alchemilla pentaphylla, gelida, grossidens usw. . . . . | sexuell | 64 | 32 | „ „ |
| Alchemilla arvensis . . . . | „ | 32 | 16 | Murbeck 1901, Strasburger 1905 |

[1]) *Houttuynia cordata* bildet, wie die meisten anderen apogamen Angiospermen, nur verkümmerten Pollen von unregelmäßiger Gestalt, wenig Plasmainhalt und kleinen Kernen aus. Sie unterscheidet sich aber von allen anderen Apogamen dadurch, daß in der ersten Teilung der Pollenmutterzellen die Paarung der Chromosomen gänzlich unterbleibt, die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen ohne Reduktion vor sich geht und daher der ganze Entwicklungszyklus der Pflanze mit derselben Chromosomenzahl durchgeführt wird. Da noch für keine anderen *Saururaceae* die Chromosomenzahl bestimmt worden ist, kann vorderhand auch nicht entschieden werden, ob die bei *Houttuynia* festgestellte Zahl diploid, oder, was nach ihrer Höhe vielleicht vermutet werden darf, tetraploid ist.

[2]) Ein Teil der Embryosackmutterzellen macht wie die Pollenmutterzellen eine normale Reduktionsteilung durch und liefert demgemäß auch haploide Embryosäcke und befruchtungsbedürftige Eizellen. Für einen Teil der Pflanzen und Blüten von *Elatostema acuminatum* und *Thalictrum purpurascens* ergibt sich also ein normaler Generationswechsel mit Wechsel der Chromosomenzahlen, bei *E. acuminatum* von 32 und 16, bei *Th. purpurascens* von 24 und 12.

| | Fortpflanzung | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im ♀ Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|---|
| Rosa livida . . . . . | sexuell | 16 | 8 | Strasburger 1905 u. 1910 |
| „ cinnamomea . . . . . | „ | 16 | 8 | Strasburger 1905 |
| „ canina . . . . . | „ | 16 | 8 | „ „ |
| „ canina var. persalicifolia[1]) | apogam | 32—34 | 32—34(?) | Rosenberg 1909 |
| „ glauca var. Afzeliana . | „ | 32—34 | 32—34(?) | „ „ |
| Polygalaceae. | | | | |
| Epirrhizanthes cylindrica[2]) . . . . . | apogam | 22 | 22 | Schadowski 1911 |
| Epirrhizanthes elongata . . | sexuell? | 44—48 | 22—24(?) | „ „ Wirz 1910 |
| Thymelaeaceae. | | | | |
| Wikstroemia indica[3]) . . | apogam | 52—56 | 52—56 | Winkler 1906, Strasburger 1909, 1910 |
| „ canescens . . | sexuell | 18 | 9 | Strasburger 1910 |
| Daphne Mezereum u. alpina . | „ | 18 | 9 | „ 1909 |
| Gnidia carinata . . . . . | „ | 18 | 9 | „ „ |

[1]) Nach der Ansicht von Rosenberg, dem in cytologischen Dingen eine große Erfahrung zukommt, dürften die von Strasburger untersuchten Rosen sexuell sein. Die beiden von ihm selbst untersuchten hochchromosomigen Varietäten dagegen hält er für ziemlich sicher apogam. Der großen technischen Schwierigkeiten wegen, welche die Untersuchung der Früchtchen (der reichlichen Haarbedeckung wegen) bietet, ist zwar erst die Reduktionsteilung bei der Pollenbildung eingehend untersucht, die Apogamie dagegen noch nicht auf Grund cytologischer Daten festgestellt. Doch ist, wie Rosenberg (1909b, S. 154) anführt, die Fähigkeit dieser und einiger anderer Rosen, ohne Befruchtung Samen mit typisch ausgebildeten Embryonen hervorzubringen, durch die Kastrationsversuche von A. E. Lundström (1909) erwiesen. Es wird sich also, wenn diese Angaben über *Rosa* in Zukunft auch noch in weiteren cytologischen Untersuchungen ihre Bestätigung finden, die Zahl derjenigen Gruppen, innerhalb welcher Apogamie sich mit der tetraploiden Chromosomenzahl kombiniert, um ein weiteres Beispiel erhöhen.

[2]) Die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von *E. cylindrica* ist nach Schadowski (l. c. S. 33) mit Reduktion verbunden. Im Verlauf der heterotypischen Teilung waren 11 Chromosomen zu zählen, in Zellen der Integumente und des Nucellus deren 22—23. Bei der Makrosporenentwicklung erfolgt keine Reduktion der Chromosomenzahl. Die Reduktionsteilung geht vor dem Synapsisstadium in eine gewöhnliche Mitose über und damit wird die diploide Anzahl von 22 Chromosomen auch für die weiteren Teilungen im Embryosack beibehalten. — Pollenschläuche hat Schadowski in den Samenanlagen von *E. cylindrica* nicht gefunden. Ihr gelegentliches Vorkommen ist dagegen von Wirz festgestellt worden. Das deutet auf die Möglichkeit hin, daß *E. cylindrica* event. nur partiell apogam ist, oder in einem Teil der Samenanlagen stimulative Apogamie vorliegen könnte.

[3]) In Pollenmutterzellen, die ihre Reduktionsteilung zum Teil regelrecht ausführen, hatte Winkler in Polansichten der Reduktions-Kernplatte 26 Gemini gezählt. Strasburgers (1909a, S. 56) Bestimmungen führten durchschnittlich zur selben Zahl. Auch später (1910b, S. 401) verbleibt er bei derselben Zahl als der häufigsten, betont aber, daß sie nicht die einzig vorkommende sei. Es kann eine Anzahl von Gemini fehlen und ihre Gesamtzahl bis auf 22 zurückgehen, anderseits auch bis 29 steigen.

| | Fortpflanzung | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im ♀ Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|---|
| Compositae. | | | | |
| Eupatorium glandulosum | apogam | 49—52 | 49—52 | Holmgren 1916 |
| Erigeron philadelphicus . . | sexuell | 16 | 8 | Land 1900 |
| „ strigosus . . . . | „ | 16 | 8 | „ „ |
| „ annuus Pers. . . | apogam | 26 | 26 | Tahara 1915a |
| „ linifolius . . . . | ? | | 26 | „ „ |
| „ dubius var. glabrata | ? | | 9 | „ 1916, vgl. Ishikawa 1916 |
| Antennaria alpina . . . | apogam | 48—56 52? | 48—56 52? | Juel 1900 |
| „ dioica . . . . | sexuell | 24—28 26? | 12—14 | „ „ |
| Taraxacum officinale . . | apogam | 20—30 | 20—30 | „ 1904 |
| | | 24—26 | 24—26 | „ 1905 |
| „ albidum . . | „ | 36—40 | 36—40 | Ikeno 1910, Osawa 1913 |
| „ confertum . . | sexuell | 16 | 8 | Rosenberg 1909 |
| „ platycarpum . | „ | 16 | 8 | Ikeno 1910, Osawa 1913 |
| Tragopogon pratensis . . . | „ | 12 | 6 | Beer 1912 |
| | | 14 | 7 | Ishikawa 1916 |
| Chondrilla juncea . . . | apogam | 14—16 | 14—16 | Rosenberg 1912 |
| Crepis japonica . . . . . | sexuell | 16 | 8 | Tahara 1910 |
| „ tectorum . . . . . | „ | 8 | 4 | Juel 1905 |
| „ taraxacifolia . . . . | „ | 8 | 4 | Digby 1914 |
| „ virens . . . . . | „ | 6 | 3 | Rosenberg 1909a, Digby 1914 |
| Hieracium excellens[1]) . | partiell apogam | 34—36 | Mehrzahl 17—18 seltener 34—36 | Rosenberg1906,1907 |
| „ flagellare[1]) . | partiell apogam | 42 | Mehrzahl 21 seltener 42 | „ „ „ |
| „ venosum . . . | sexuell | 14 | 7 | Rosenberg 1907 |
| „ umbellatum . . | „ | 18 | 9 | Juel 1905 |
| „ auricula . . . | „ | 18 | 9 | Rosenberg 1907 |

[1]) Bei der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle der beiden Arten findet in weitaus den meisten Fällen eine Reduktion der Chromosomen statt. Ein Teil der so gebildeten Embryosackanlagen wachsen zu Embryosäcken aus, die völlig normal sind und befruchtet werden können. In Ausnahmefällen entwickelt sich der Embryosack mit diploider Chromosomenzahl. Sehr häufig wird, im besonderen bei *H. flagellare*, unter Verdrängung der typischen Embryosackanlage ein aposporer Embryosack gebildet. Er nimmt bei *H. excellens* seinen Ursprung aus einer Zelle in der Nähe der Tetrade, bei *H. flagellare* aus einer Zelle des Integumentes oder der Chalazaregion des Nucellus, bei dem ebenfalls aposporen *H. aurantiacum* aus einer Epidermiszelle des Nucellus. Die beiden letztgenannten Formen der Embryosäcke bilden naturgemäß diploide Eizellen, die ohne Befruchtung zu Embryonen auswachsen.

| | Fortpflanzung | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im ♀ Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|---|
| Burmanniaceae. | | | | |
| Thismia javanica [1]) . . . . | apogam(?) | 12—16 | 12 | Meyer 1909, Ernst u. Bernard 1909 u. 1911 |
| Burmannia coelestis . . | apogam | 30—36 | 30—36 | Ernst u. Bern. 1912 b |
| „ candida . . . | sexuell | 12 | 6 | „ „ „ 1912 a |
| „ Championii . . | „ | 12 | 6 | „ „ „ „ |
| Amaryllidaceae. | | | | |
| Leucojum vernum . . . . | „ | 24 | 12 | E. Overton 1893 |
| Atamosco texana (= Zephyranthes) . . . . . | apogam | 24 | 24 | Pace 1913 |
| Nerine rosea . . . . . | sexuell | 22 | 11 | Cl. Müller 1912 |
| Agave virginica . . . . . | „ | 24 | 12 | Schaffner 1909 |

Aus dieser Liste geht ohne weiteres hervor, daß hinsichtlich der Chromosomenzahlen die Verhältnisse in den Verwandtschaftskreisen mit Apogamie lange nicht so einheitlich liegen, wie noch 1910 angenommen werden konnte.

Von den aufgezählten Gattungen mit apogamen Formen schließen wir in der nachfolgenden Betrachtung die beiden Gattungen *Rumex* und *Epirrhizanthes* vorläufig wohl am besten aus. Die bisherigen Angaben über diese Gattungen bedürfen noch der Bestätigung und Erweiterung, sowohl hinsichtlich der Apogamie als auch der Chromosomenzahlen, die bei den apogamen Arten sogar kleiner zu sein scheinen als bei den befruchtungsbedürftigen Arten der Gattung [2]).

Die übrigen apogamen Angiospermen lassen sich nach dem Verhältnis ihrer Chromosomenzahlen zu denjenigen der nächstverwandten befruchtungsbedürftigen Formen in die folgenden Gruppen einteilen.

a) Der Entwicklungsgang der apogamen Pflanze (Sporophyt und weiblicher Gametophyt) wird mit einer Chromosomenzahl durch-

[1]) Die von K. Meyer in seinen „Untersuchungen über *Thismia clandestina*" bearbeiteten Pflanzen gehören, wie an anderer Stelle auseinandergesetzt worden ist (Ernst und Bernard 1909/11), nicht der auf Java seltenen *Thismia clandestina Miq.*, sondern der *Thismia javanica J. J. Sm.* an.

[2]) *E. cylindrica* ist nach den bisherigen Untersuchungen wahrscheinlich partiell apogam. Bei *E. elongata* haben außer Wirz auch Schadowski und R. Reiser (1910) Pollenschläuche in den Samenanlagen gefunden und diese Art als sexuell angesprochen. Ist dies richtig, so wäre ihre Chromosomenzahl gegenüber derjenigen der apogamen Art verdoppelt. Das müßte nicht nur hinsichtlich der sonstigen Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Apogamie auffallen, sondern wäre auch deswegen verwunderlich, weil *E. elongata* die viel schwächer entwickelte, weniger robuste der beiden Pflanzen ist und nach zahlreichen anderen Erfahrungen eher für die kräftiger entwickelte und als apogam erkannte *E. cylindrica* eine höhere Chromosomenzahl zu erwarten wäre.

geführt, welche doppelt so groß ist als diejenige des Sporophyten verwandter befruchtungsbedürftiger Arten und im Verhältnis zu deren Gametophyten als tetraploid erscheint. Eine solche Chromosomenverdoppelung finden wir bei den gesamten *Eualchemillen* im Vergleich zu den *Aphanes*, ferner bei *Rosa glauca* und *canina*, *Antennaria alpina*[1]) und wahrscheinlich auch bei *Hieracium excellens* (bezogen auf die Chromosomenzahl von *H. umbellatum*).

b) Der Entwicklungsgang der apogamen Pflanze (Sporophyt und weiblicher Gametophyt) wird mit einer Chromosomenzahl durchgeführt, welche mehr als das Doppelte der diploiden Zahl der befruchtungsbedürftigen Verwandten beträgt. In den meisten Fällen dürfte es sich dabei um hexaploide (ditriploide) und um oktoploide (ditetraploide) Chromosomenzahlen handeln.

Dieser Gruppe gehören als Beispiele an: *Wikstroemia indica*, *Hieracium flagellare* (bezogen auf die Chromosomenzahl von *H. venosum*) und *Burmannia coelestis*.

c) Der ganze Entwicklungsgang der apogamen Pflanze (Sporophyt und weiblicher Gametophyt) wird mit der dem Sporophyten der befruchtungsbedürftigen Arten entsprechenden diploiden Chromosomenzahl durchgeführt. Dieser Gruppe gehören *Elatostema sessile*, *Th. purpurascens*, die apogamen *Eualchemillen* (bezogen auf die Chromosomenzahl der fertilen *A. pentaphylla*, *grossidens* usw.), *Chondrilla juncea* und *Atamosco mexicana* an.

Das gleiche Zahlenverhältnis scheint auch in einer größeren Anzahl der in cytologischer Hinsicht so schwer übersehbaren Fälle der Apogamie bei Farnen zu existieren. Einwandfrei festgestellt ist es bei *Marsilia Drummondii*, die in den Kernen beider Generationen 32 Chromosomen führt, während die normal geschlechtlichen *Marsilia nardu*, *vestita*, *quadrifolia*, *elata*, *hirsuta* usw. ihre Geschlechtsgeneration mit der haploiden Chromosomenzahl 16 bilden. Ebenso liegen, wie nun festgestellt worden ist, die Verhältnisse für *Chara crinita*. Ihre befruchtungsbedürftige Form hat, wie *Ch. aspera* und *galioides*, im Gametophyten 12 Chromosomen, in der diploiden Zygote 24 Chromosomen. Mit der letzteren, diploiden Zahl wird auch der ganze Entwicklungsgang der apogamen Form durchgeführt.

Apogamie ist also, wie aus der obigen Zusammenstellung hervorgeht, durchaus nicht immer mit Erhöhung der Chromosomenzahl verknüpft. Ungefähr in der Hälfte der genauer untersuchten Verwandtschaftskreise legen die Apogamen

[1]) Die im Vergleich zu den anderen apogamen Kompositen hohe Chromosomenzahl von *Antennaria alpina* ist bis in die neueste Zeit ein Unikum geblieben. Erst 1916 hat Holmgren für das amerikanische *Eupatorium glandulosum* eine ungefähr entsprechende Zahl von 49—52 Chromosomen angegeben. Es ist anzunehmen, daß das apogame *Eupatorium* gegenüber den sexuellen Arten wiederum eine Chromosomenverdoppelung erfahren haben wird.

ihren ganzen Entwicklungsgang mit der dem Sporophyten der befruchtungsbedürftigen Arten zukommenden diploiden Chromosomenzahl zurück. Die Änderung in der Chromosomenzahl dieser letzten Gruppe der Apogamen gegenüber ihren nicht apogamen Verwandten betrifft also ausschließlich die weibliche Gametophytengeneration und ist bedingt durch den Ausfall der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle. Dieses Ergebnis ist für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der apogamen Pflanzen wichtig, denn es ermöglicht in mehrfacher Hinsicht weitere Parallelen mit den fertilen und sterilen Artbastarden.

### B. Die Chromosomenzahlen von hybriden Angiospermen.

Genaue Angaben über die Chromosomenzahlen natürlicher wie künstlich erzeugter Artbastarde sind zurzeit noch nicht so zahlreich wie für die Apogamen. Dies ist auch begreiflich. Die Erforschung der Apogamie bei Angiospermen ist seit 1900 in der Hauptsache mit entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Methoden erfolgt. Die Untersuchungen über den Verlauf der Reduktionsteilung und die Chromosomenzahl haben gerade die Hauptanhaltspunkte für die Feststellung von Apogamie und Befruchtung geliefert. Die Bastardforschung dagegen ist in der gleichen Zeit seit 1900, wenigstens auf dem Gebiete der Botanik, hauptsächlich vom Standpunkte der Erblichkeitslehre experimentell betrieben worden. Immerhin liegen zurzeit doch genügend cytologische Daten vor, die zeigen, daß das Verhältnis der Chromosomenzahl von Bastarden und ihren Eltern in demselben Sinne und Grade wechselt wie bei den Apogamen und ihren sexuellen Verwandten.

Nach ihren Chromosomenzahlen können die Bastarde ebenfalls in mehrere Gruppen eingeteilt werden.

#### 1. Bastarde mit iso- und hetero-diploider Chromosomenzahl.

Bei den meisten der bis jetzt untersuchten Angiospermen-Artbastarden weist die aus der Heterozygote hervorgehende Diploidphase in ihren Kernen die Summe der Chromosomenzahlen der beiden vereinigten Gameten auf. Die zur Vereinigung kommenden Gameten können dabei dieselben oder verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen. Im ersteren Fall kann die Chromosomenzahl des Bastardes als iso-diploid, im letzteren als hetero-diploid bezeichnet werden.

##### a) Bastarde zwischen gleichchromosomigen Eltern.

Der einfachere und jedenfalls bei natürlichen Bastarden häufigere Fall ist derjenige mit Chromosomengleichheit der Gameten,

resp. der Bastardeltern. Bastarde zwischen gleichchromosomigen Eltern stimmen also in der Chromosomenzahl ihres Sporophyten mit der diploiden Chromosomenzahl ihrer Eltern überein. Die Gameten solcher Bastarde zeigen, sofern sie fertil sind, ebenfalls die haploide Chromosomenzahl der Eltern. Hierfür einige Beispiele:

| | Chromosomenzahl im | | Autoren |
|---|---|---|---|
| | Sporophyt | Gametophyt | |
| Ribes intermedium Carr.[1]) (R. nigrum L. × sanguineum Prsh.) . . | 16 | 8 | Tischler 1906 |
| Ribes Gordonianum Lem. (R. aureum Prsh. × sanguineum Prsh.) . . | 16 | 8 | „ „ |
| Ribes pallidum (R. rubrum L. × petraeum) . . . . . | 20 | 10 | Himmelbaur 1912 |

Die Chromosomenzahlen der Eltern dieser *Ribes*-Bastarde sind nicht direkt bestimmt worden, doch können sie nach Tischlers Ausführungen (1915, S. 191) wenigstens indirekt erschlossen werden. Die Reduktionsteilungen der drei Bastarde verlaufen nämlich nach Tischlers Feststellungen im großen und ganzen regelmäßig, d. h. sie erfolgen wenigstens ohne Bildung von „überzähligen" Chromosomen, die bei Bastardierungen zwischen verschieden chromosomigen Eltern in der Regel auftreten. Das macht wahrscheinlich, daß sich auch die Eltern dieser Hybriden in ihrer Chromosomenzahl nicht unterscheiden. Demnach würden *Ribes nigrum, aureum* und *sanguineum* ebenfalls die Chromosomenzahlen 8 und 16, *Ribes rubrum* und *petraeum* dagegen 10 und 20 Chromosomen besitzen.

Für den Bastard *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora* hat Tischler (1907, 1908) Chromosomenzahlen von ca. 32 und 16 festgestellt und schließt auch hier aus den meist ganz normal verlaufenden allotypischen Mitosen des Bastardes und dem Fehlen von „ungepaarten" Chromosomen, daß sich die Eltern wahrscheinlich in ihrer Chromosomenzahl vom Bastard nicht unterscheiden.

### b) Bastardierung zwischen Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl.

Ein berühmtes und schon früh bekannt gewordenes Produkt einer Bastardierung zwischen Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl sind die dreichromosomigen Eier von *Ascaris*, von denen durch Herla (1895) und Zoja (1895) nachgewiesen worden ist, daß sie das Resultat einer Kreuzung zwischen zwei Rassen, *Ascaris megalocephala bivalens* × *univalens* darstellen. Im Pflanzenreich sind

[1]) Der Bastard *R. intermedium Carr.* ist fertil, *R. Gordonianum Lem.* dagegen völlig steril.

ähnliche Verhältnisse durch die Untersuchungen von Rosenberg[1]) für einen Bastard zwischen *Drosera rotundifolia* × *D. longifolia*

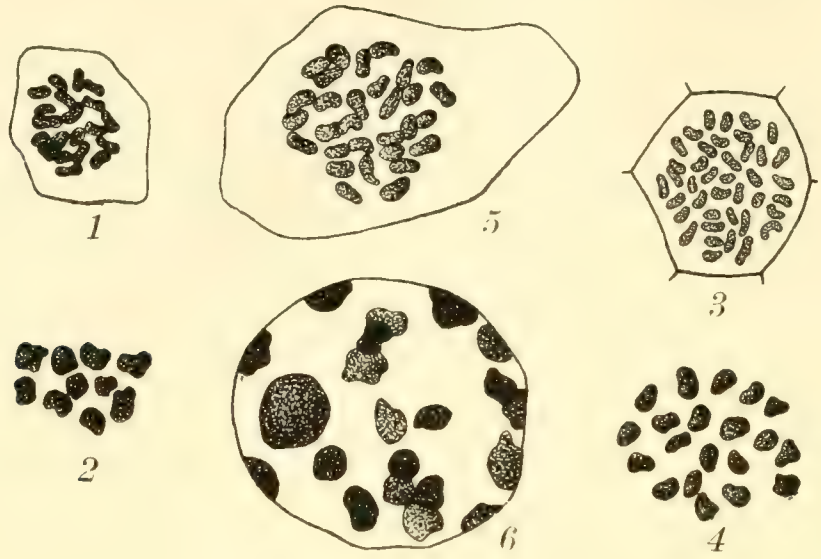



Fig. 94. Chromosomenzahlen von *Drosera rotundifolia, longifolia* und ihres Bastardes. *1.* Polansicht einer Kernplatte in einer Zelle der Wurzelspitze von *D. rotundifolia,* mit 20 Chromosomen. *2.* Polansicht einer Teilung des zweiten Teilungsschrittes einer Pollenmutterzelle von *D. rotundifolia* mit 10 längsgespaltenen Chromosomen. *3.* Äquatorialplatte in einer Zelle der Wurzelspitze von *D. longifolia* in Polansicht mit 40 Chromosomen. *4.* Polansicht der heterotypischen Teilung in einer Pollenmutterzelle von *D. longifolia,* 20 Gemini vorhanden. *5.* Äquatorialplatte einer Teilungsfigur mit 30 Chromosomen aus einer Zelle der Wurzelspitze des Bastardes. *6.* Prophasen-Stadium der Pollenmutterzelle des Bastardes. Nach Rosenberg (1903, Taf. 7, Fig. 1, 3, 4, 7, 8 und 10).

nachgewiesen worden. Die Chromosomenzahlen der beiden Eltern und ihres Bastardes sind:

---

[1]) Dieses Beispiel ist auch deswegen von großem Interesse, weil es uns zeigt, daß mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl bei nahe verwandten Arten durchaus kein Geschlechtsverlust und Übergang zur apogamen Fortpflanzung verbunden sein muß. *Drosera longifolia* mit der im Vergleich zu *D. rotundifolia* für beide Generationen verdoppelten Chromosomenzahl ist nicht weniger fertil als diese. Das Gleiche gilt auch von Fällen der Chromosomenverdoppelung innerhalb anderer Gattungen. *Saxifraga sponhemica* weist nach Pace (1912) im Sporophyten 30, im Gametophyten 15 Chromosomen auf. *S. granulata* dagegen hat nach Juel (1907) im Sporophyten ca. 60, im Gametophyten mehr als 30 Chromosomen, ohne jede Beeinträchtigung seiner Fertilität. Der dankenswerten Zusammenstellung von Tischler ist zu entnehmen, daß auch sonst innerhalb zahlreicher, engerer und weiterer Verwandtschaftskreise der Angiospermen, z. B. bei *Morus, Nymphaea,* bei Rosen, zahlreichen Liliaceen usw. im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung Änderungen in den Chromosomenzahlen eingetreten sein müssen, ohne daß mit der Erhöhung der Chromosomenzahl eine Änderung der normalen Fortpflanzungsverhältnisse verbunden war. Chromosomenverdoppelung allein braucht also weder Sterilität noch Apogamie zur Folge zu haben, während Bastardierung in solchen Verwandtschaftskreisen zur Sterilität führen kann.

| | Chromosomenzahl im | | Autoren |
|---|---|---|---|
| | Sporophyt | Gametophyt | |
| Drosera rotundifolia . . . . . | 20 | 10 | Rosenberg 1909 |
| „ longifolia . . . . . | 40 | 20 | „ „ |
| „ rotundifolia × longifolia . | 30 | $+\frac{30}{2}$ | „ „ |

In der Diakinese der Reduktionsteilung des Bastardes paaren sich 10 Chromosomen der *D. rotundifolia* mit 10 Chromosomen von *D. longifolia* zu 10 bivalenten Gemini, die 10 übrigen Chromosomen

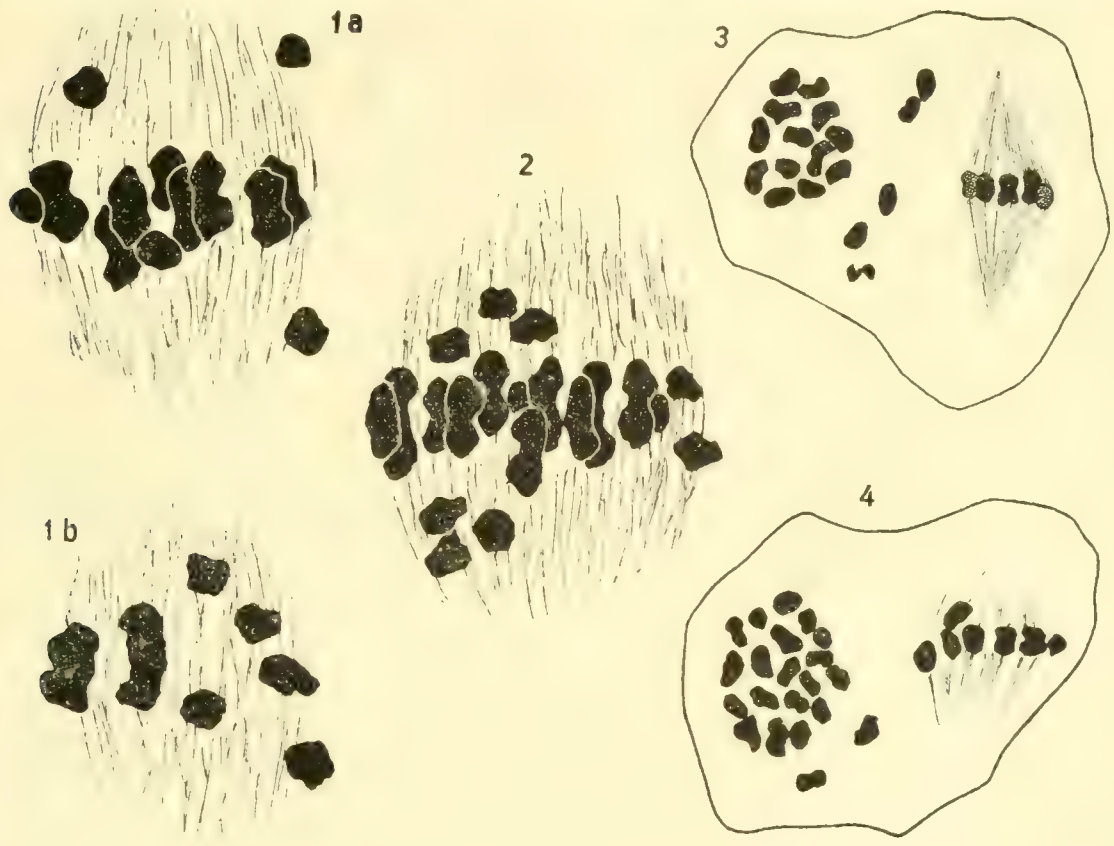



Fig. 95. Kernteilungen in den Pollenmutterzellen des Bastardes *Drosera rotundifolia* × *longifolia*. *1* und *2* Kerne von Pollenmutterzellen in der Metaphase der ersten Teilung. In jeder Teilungsfigur 10 Doppelchromosomen und 10 einfache Chromosomen. *3* und *4* Pollenmutterzellen mit Metaphasen der zweiten Teilung. In der Kernplatte der Fig. 3 sind 13 Chromosomen vorhanden, 4 Chromosomen liegen frei zwischen den beiden Kernen; die Kernplatte in Fig. 4 enthält 19 Chromosomen, 2 freie Chromosomen sind zwischen den beiden Spindeln. Nach Rosenberg (1909, Fig. 15A und B, 20B und C).

von *D. longifolia* dagegen bleiben ungepaart. Die 10 bivalenten Chromosomen werden regelmäßig auf die Tochterkerne verteilt, dagegen zeigen die ungepaarten Chromosomen sowohl in der heterotypischen, wie in der homöotypischen Teilung verschiedenes Verhalten. Es scheint zum Teil dem Zufall anheimgestellt, wohin diese Chromosomen kommen und die resultierenden Tetraden be-

sitzen daher Kerne mit verschiedener Chromosomenzahl. Der Pollen des Bastards ist in der Hauptsache steril und nur bei Rückkreuzung mit einem Elter sind bis jetzt Ansätze zur Bildung einer $F_2$-Generation erreicht worden.

Noch mannigfaltigere Verhältnisse als bei der Kreuzung der ungleichchromosomigen *Drosera*-Arten liegen bei Kreuzungen innerhalb der Gattung *Oenothera* vor. Es handelt sich hier um Kreuzungen zwischen den „typischen Arten" *Oenothera biennis* und *O. Lamark-*

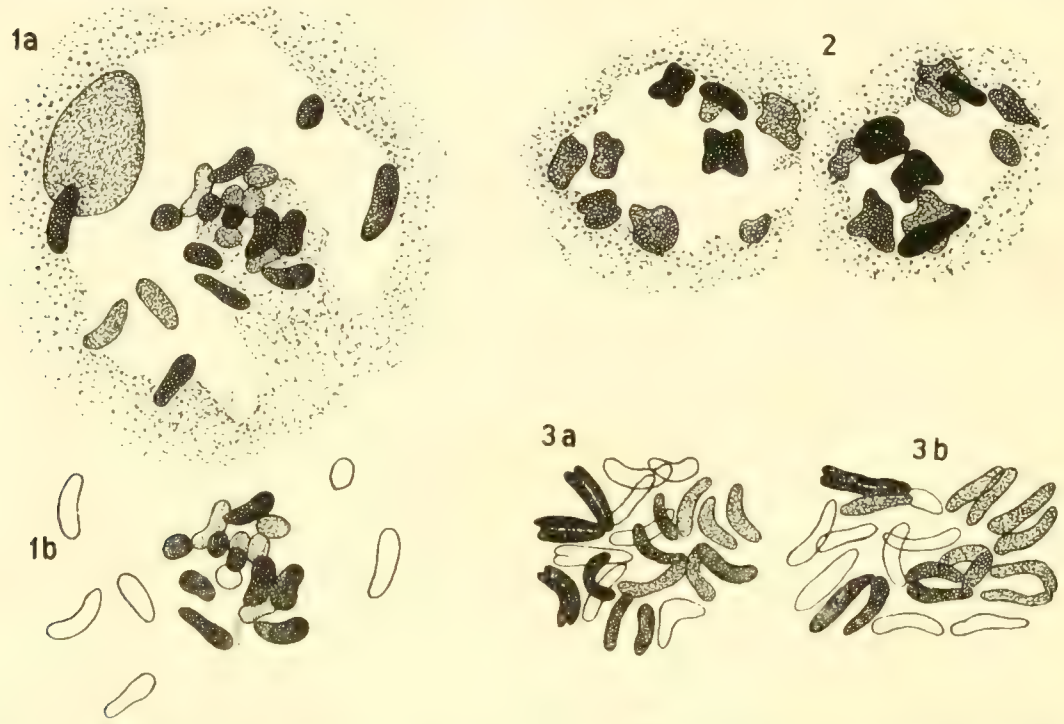



Fig. 96. Kernteilungen aus Zellen des Bastardes *Oenothera Lam. lata* × *O. Lam. gigas* (haploide Chromosomenzahl von *O. lata* = 7, von *O. gigas* = 14). *1a* Kern einer Pollenmutterzelle des Bastardes mit 21 Chromosomen im postsynaptischen Stadium, die Kernmembran ist verschwunden, das Plasma zum Teil in die Kernhöhle eingedrungen, der Nucleolus noch vorhanden, 14 Chromosomen sind zu Paaren geordnet; *1b* dieselbe Kernteilungsfigur, die gepaarten Chromosomen sind dunkel, die gesonderten weiß gehalten, um die Paare deutlicher hervortreten zu lassen; *2.* die beiden Kerne einer Pollenmutterzelle während der Interkinese, in jedem derselben 7 längsgespaltene Chromosomen und 3 resp. 4 kleine Chromosomen. *3.* vegetative Kernplatten des Bastardes mit 7 Chromosomenpaaren und 7 gesonderten Chromosomen, die gesonderten Chromosomen weiß, die Chromosomenpaare dunkel gehalten. Nach Geerts (1911, Taf. VIII, Fig. 1, 4, 7, 9).

*kiana* einerseits, die haploid im Gametophyten 7, diploid im Sporophyten 14 Chromosomen aufweisen, und konstanter mehrchromosomiger Rassen derselben anderseits. Von diesen haben z. B. die *lata*-Formen diploid 15, in ihren Gameten 7 und 8 Chromosomen, die *gigas*-Formen dagegen haploid und diploid die verdoppelten Zahlen 14 und 28. Die cytologischen Verhältnisse der von einer größeren Anzahl von Forschern vorgenommenen Kreuzungen (siehe Anmerkung S. 353) dieser Formen und Rassen sind durchaus noch

nicht eindeutig. Eine Besprechung ihrer Ergebnisse und der damit in Verbindung stehenden Kontroversen würde zu weit von unserer Fragestellung abführen. So sei an Stelle weiterer Ausführungen auf die Darlegung dieser Ergebnisse bei Tischler (1915, S. 210) verwiesen.

Aus beiden Gruppen von Versuchen geht für unsere Fragestellung zum mindesten hervor, daß sich die Chromosomenzahlen der aus den vereinigten, ungleichchromosomigen Gameten hervorgehenden Sporophyten verschieden verhalten können. In den einen Fällen werden offenbar schon frühzeitig im Entwicklungsgang der Heterozygote überzählige Chromosomen ausgeschieden und Bastardformen erzeugt, die in der Zahl ihrer Chromosomen mit dem einen der beiden Eltern übereinstimmen. Bei anderen Kreuzungen weist der Bastard in seinen vegetativen Zellen die den beiden Gametenkernen entsprechende Chromosomenzahl auf. Der Verlauf der Tetradenteilung seiner Pollen- und Embryosackmutterzellen ist aber so unregelmäßig, daß dadurch die Fertilität des Bastardes völlig ausgeschlossen ist oder nur dann zustande kommt, wenn im Verlaufe dieser Teilungen durch Chromosomenelimination die Chromosomenzahl (und vielleicht auch qualitativ der Chromosomensatz) des einen oder anderen Elters wieder hergestellt wird. Am wichtigsten aber sind für unsere Betrachtung diejenigen Kreuzungen unter gleich- und ungleichchromosomigen Oenotheren und Primeln, aus denen Bastarde mit konstanter oder annähernd konstanter neuer Chromosomenzahl hervorgehen.

In anderen Verwandtschaftskreisen sind die Chromosomen der Eltern offenbar zu zahlreich und die Spindeln der Bastarde zu unregelmäßig, als daß die Chromosomenzahl genau festgestellt werden könnte. Das trifft u. a. für den sonst cytologisch sehr eingehend untersuchten Bastard *Syringa rothomagensis* = *S. vulgaris* × *S. persica* (Juel 1900a, Tischler 1908) zu.

## 2. Bastarde mit tetraploider Chromosomenzahl.

Trotzdem bis jetzt die Cytologie experimentell erzeugter Artbastarde noch in den allerersten Anfängen steht, hat sie doch schon zur Feststellung eines Bastardes geführt, der nicht die diploide Chromosomenzahl aufweist, die der Vereinigung zweier haploidkerniger Gameten seiner gleichchromosomigen Eltern entspricht, sondern tetraploid ist. Die Chromosomenzahl seiner Zellen entspricht der Summe der Diploidzahlen der beiden Eltern. Über Entstehung und Fortpflanzung dieses Artbastardes, der *Primula Kewensis*, liegen Angaben vor, welche in mehrfacher Hinsicht für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der apogamen Pflanzen bedeutungsvoll sind.

Außer diesem tetraploiden Bastard sollen auch noch zwei weitere tetraploide Pflanzenformen besprochen werden, *Primula sinensis gigas* und *Oenothera Lamarckiana gigas.* Sie sind ebenfalls im Verlaufe experimenteller Untersuchungen entstanden, isoliert und studiert worden und liefern, obschon sie nicht direkt hybriden Ursprunges sind, weitere Vergleichspunkte für Diskussionen und Feststellungen über Änderungen der Chromosomenzahl bei Apogamen und Bastarden.

### a) Primula Kewensis.

Die tetraploide und hybride *Primula Kewensis* ist auf zwei Weisen entstanden. Einmal durch Kreuzung zwischen den Stammarten und anderseits aus dem sterilen und normal chromosomigen

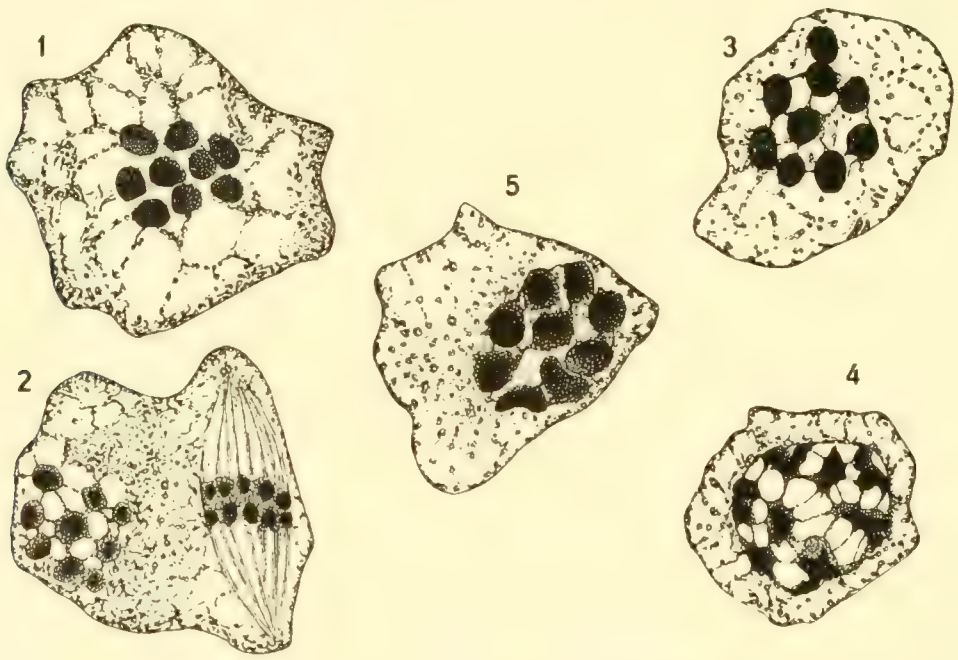



Fig. 97. Chromosomenzahl von *Primula Kewensis* (steril) und ihren Eltern. *1* Polansicht der Äquatorialplatte einer heterotypischen Teilung mit 9 Gemini, *2* homöotypische Spindel mit 9 univalenten Chromosomen oder Chromosomenhälften von *Pr. floribunda; 3* Polansicht der Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung, *4* Interkinesis zwischen der ersten und der zweiten Reduktionsteilung von *Pr. verticillata; 5* Polansicht einer Äquatorialplatte einer heterotypischen Teilung mit 9 bivalenten Chromosomen von *Pr. Kewensis* (steril). Nach Digby (1912, Taf. 41, Fig. 34, Taf. 42, Fig. 41, 52, 53, 65). Vergr. 2250/1.

Bastard infolge von Befruchtung einer zufällig entstandenen langgriffeligen Blüte mit dem Pollen einer kurzgriffeligen Blüte. Über ihre nicht ganz einfache Entstehungsgeschichte ist zuerst im Bulletin von Kew (1910, S. 325) berichtet worden. Sie findet sich ausführlich dargestellt in der Einleitung zu den cytologischen Untersuchungen von L. Digby (1912, S. 358).

*Primula Kewensis* trat 1899 in den Pflanzenhäusern von Kew zunächst in einem Exemplar in einer Aussaat von Samen von *P.*

*floribunda* auf. Diese waren von Pflanzen geerntet, welche im blühenden Zustande mit *P. verticillata* in größerer Stockzahl zusammengestanden hatten. Die von allen anderen Individuen der Aussaat abweichende Keimpflanze zeigte unverkennbar eine Vereinigung verschiedener Eigenschaften der *P. floribunda* und *P. verticillata* und hernach zur Blütezeit alle Merkmale eines intermediären Bastardes. Im Sommer 1900 wurde der gleiche Bastard auch durch künstliche Bastardierung von *P. floribunda* ♀ × *P. verticillata* ♂ in einer größeren Anzahl von Individuen erhalten. Die sämtlichen Blüten des Bastardes waren kurzgriffelig und blieben steril. Infolgedessen konnten die Stöcke nur durch Stecklinge und durch Teilung erhalten und vermehrt werden. 1905 wurde eine an den sonst kurzgriffeligen Pflanzen spontan und vereinzelt aufgetretene langgriffelige Blüte mit dem Pollen einer kurzgriffeligen Blüte bestäubt. Die entstehende Frucht ergab guten und keimfähigen Samen. Die aus denselben gezogenen Pflanzen waren teils kurz- teils langgriffelig und lieferten bei legitimer Bestäubung wiederum keimfähige Samen[1]). Durch Selektion ist später eine Form derselben erhalten worden, welche den für *P. verticillata* charakteristischen mehligen Belag auf Blättern, Kelch und Krone aufweist und als *P. Kewensis farinosa* bekannt geworden ist. Auch diese Form ist völlig fertil.

Erneute Kreuzungen zwischen *P. floribunda* und *P. verticillata*, die in Kew vorgenommen wurden, ergaben nur der *P. floribunda* nahestehende Bastarde, dagegen keine einzige neue *P. Kewensis*. Eine Kreuzung zwischen *P. verticillata* und der blaßblühenden *P. floribunda isabellina* lieferte indessen Bastarde vom Aussehen der *P. Kewensis farinosa*. Sie stimmten wie diese mit der zuerst entstandenen fertilen *P. Kewensis* auch in der Chromosomenzahl völlig überein.

[1]) In obiger Wiedergabe der Entstehungsgeschichte der fertilen *P. Kewensis* bin ich den Angaben von L. Digby (1912, S. 358) gefolgt. C. Pellew und F. M. Durham (1916, S. 161) stellen die Genetik der fertilen Form wesentlich anders dar. Nach ihren Quellen zeigte der sterile Bastard die nachfolgenden bemerkenswerten Eigenschaften: „In the first place its main inflorescence bore pin-eyed (long styled) flowers. In the second place, though the style of the flowers was long, the stamens were in the position which they occupy in thrum-eyed flowers. In other words the flowers, though pin-eyed as judging by their styles, were thrum-eyed as far as their stamens were concerned. In the third place other inflorescences which developed on this long styled plant bore ordinary thrum-eyed flowers". Über die Entstehung der Samen, aus denen dann die fertile Form hervorging, heißt es weiter: „Self-pollination of the pin-eyed flowers resulted in the production of good seed, from which have been raised all the fertile plants of *P. Kewensis* now in cultivation". Für unsere Betrachtung sind die Unterschiede in den Angaben über die Blütenformen des sterilen Bastardes belanglos; wichtig dagegen ist, daß nach beiden Darstellungen die fertile Form plötzlich aus dem sterilen Bastard bei Selbstbestäubung hervorgegangen ist.

Eine erneute Erzeugung der tetraploiden *P. Kewensis* durch Kreuzung von *Primula verticillata* × *floribunda* ist dagegen C. Pellew und F. M. Durham (1916) gelungen[1]). Auch sie erhielten bei Kreuzungen der beiden genannten Arten als Nachkommen in der großen Mehrzahl der Fälle ausschließlich einseitige und zwar metrokline Bastarde. Im Samenmaterial aus 91 Kreuzungen *P. verticillata* × *floribunda* und umgekehrt erschien *P. Kewensis* nur zweimal und zwar immer nur in einem Exemplar. Beide Pflanzen waren fertil und blieben konstant. Die sterile Form des Bastardes wurde bei diesen Versuchen nicht erhalten.

| | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|
| Primula floribunda . . . | 18 | 9 | Digby 1912, Dahlgren 1916 |
| „ verticillata . . | 18 | 9 | „ „ |
| Pr. Kewensis, steril . . | 18 | 9 | „ „ |
| „ „ fertil . . | 36 | 18 | „ „ Dahlgren 1916 |
| „ „ „farinosa“ . | 36 | 18 | „ „ |

Die Eltern des berühmten Bastards, *P. floribunda* und *P. verticillata,* haben beide 18 als diploide, 9 als haploide Chromosomenzahl. Der zuerst erhaltene sterile Bastard stimmt mit den Eltern in seinen Chromosomenzahlen überein. Die fertile *P. Kewensis*[2]) dagegen hat diese verdoppelt, ihr Gametophyt ist in Beziehung zu den Elternarten diploid, der Sporophyt tetraploid geworden. Im Verhalten der Kerne unterscheidet sich der tetraploide Bastard[3]) von seinen Eltern vor allem durch eine vorübergehende Vereinigung von zwei bivalenten Chromosomen zu einem großen, quadrivalenten Chromosom bei der Vorbereitung zur ersten meiotischen Teilung, sowie durch eine besonders starke Kontraktion der Chromosomen im Stadium der Diakinese. Er stimmt mit den bereits genannten

[1]) Die Ergebnisse der Seite 398 ausführlich zu besprechenden Kreuzungsversuche von C. Pellew und F. M. Durham machen es außerordentlich wahrscheinlich, daß bei der tetraploiden *Primula Kewensis* induzierte (stimulative) Apogamie vorliegt. Es ist daher zu erwarten, daß die von Digby und Dahlgren angegebene reduzierte Chromosomenzahl nur für die ♂ Gametophyten, die Kerne des Pollenkorn- und Pollenschlauchinhaltes Gültigkeit hat, daß bei der Teilung der Embryosackmutterzelle dagegen die Reduktion unterbleibt, die Kerne des Embryosackes ebenfalls tetraploid sind und damit die Möglichkeit einer auf den Pollenschlauchreiz hin erfolgenden apogamen Entwicklung der Eizelle gegeben ist.

[2]) Die Chromosomenzahl der Nachkommenschaft des einen der beiden von Pellew und Durham experimentell erhaltenen fertilen Bastarde ist ebenfalls von L. Digby untersucht und haploid zu 18 und diploid zu 36 bestimmt worden.

[3]) Farmer und Digby (1914, S. 5) haben ausgerechnet, daß das Gesamtvolumen der Chromosomen bei der fertilen *P. Kewensis* mit dem der sterilen Form ungefähr übereinstimme. Daraus ist der jedenfalls gewagte Schluß gezogen worden, daß die Chromosomenvermehrung durch Querspaltung der Chromosomen des ursprünglichen Chromosomensatzes und nicht durch Verdoppelung zustande gekommen sei.

tetraploiden Apogamen darin überein, daß die Kerne seiner Pollenmutterzellen bedeutend größer sind als diejenigen der Elternarten. Für die tetraploide *P. Kewensis* ebenfalls Apogamie anzunehmen, lagen vorerst keine Anhaltspunkte vor. Kastrierte Blüten bilden nach den Feststellungen von L. Digby keine Samen, und eine Rückkreuzung mit den Elternarten schien möglich. Beides sprach zusammen mit der reichlichen Samenbildung und der verhältnismäßig guten Keimbarkeit der Samen durchaus für normale amphimiktische Fortpflanzung. Nun machen die neuen Untersuchungen von C. Pellew und F. M. Durham für *P. Kewensis* apogame Fortpflanzung doch sehr wahrscheinlich, allerdings nicht in ihrer bis jetzt hauptsächlich

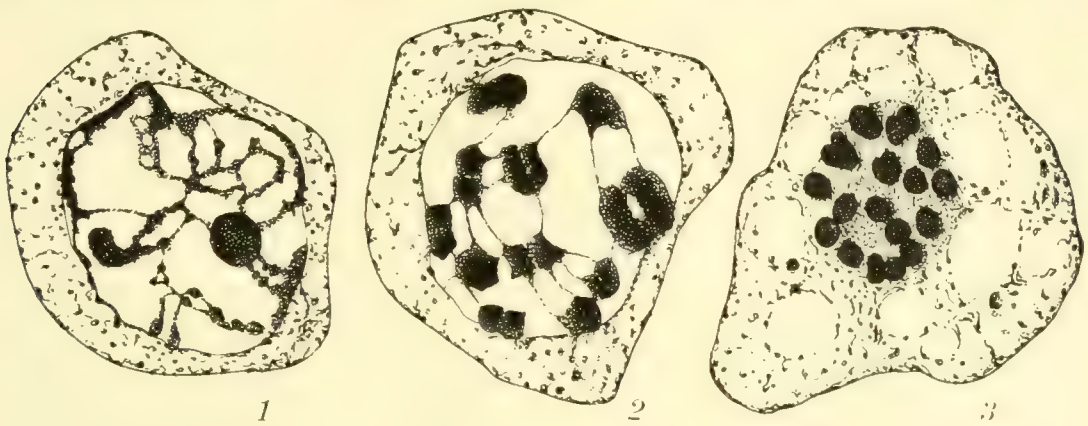


Fig. 98. Zell- und Kerngröße, Chromosomenzahl der fertilen *P. Kewensis*. *1* Paarung der Chromatinfäden zur Bildung der bivalenten Chromosomen im Kern einer Pollenmutterzelle; *2* Mutterzelle mit Diakinesestadium des Kerns, *3* Polansicht eines Tochterasters der heterotypischen Teilung mit 18 Chromosomen. Nach Digby (1912, Taf. 43, Fig. 76, 90, Taf. 44, Fig. 99). Vergr. 2250/1.

studierten Form, sondern in derjenigen, die früher als Pseudogamie und Monolepsis bezeichnet wurde und im nächsten Kapitel als induzierte (stimulative) Apogamie zu besprechen ist.

### b) Primula sinensis gigas.

Im Formenkreis der *Primula sinensis* existieren nach Untersuchungen von Gregory Riesenformen mit diploider und solche mit tetraploider Chromosomenzahl. Die von ihm zuerst (1909) beschriebene Riesenform stimmt in der Chromosomenzahl der haploiden und diploiden Phase mit der typischen Art völlig überein. Dagegen hatte er den deutlichen Eindruck, daß ein Unterschied in der Größe der Chromosomen, zum mindesten in der Metaphase der heterotypischen Teilung, ferner in der Größe der ruhenden Kerne und entsprechend in der Größe der ganzen Zellen existiere.

Für die 1914 untersuchte tetraploide *Primula sinensis gigas* wurden die Chromosomenzahlen zu 48 im Sporophyten und 24 im Gametophyten bestimmt. Dabei wird besonders angegeben, daß

zwischen den Chromosomensätzen der kurz- und langgriffeligen Form keine Unterschiede sichtbar seien.

| | Chromosomenzahl im | | Autoren |
|---|---|---|---|
| | Sporophyt | Gametophyt | |
| Primula sinensis[1]) . . . . . | 24 | 12 | Gregory 1909 |
| „ „ var. gigas I (1909) | 24 | 12 | „ „ |
| „ „ „ „ II (1914) | 48 | 24 | „ 1914 |

Nach ihrem Ursprung gehörten die 1914 untersuchten tetraploiden Riesen zwei verschiedenen Rassen an. Nur die eine davon ist in Gregorys eigenen Zuchten entstanden und auf diese beschränken sich infolgedessen auch seine Angaben (1914, S. 485) über die Entstehung. „Two non-giant diploid plants were crossed together reciprocally. The $F_1$ from one of these crosses gave a perfectly normal $F_2$, consisting of non-giant plants among which all the expected classes of offspring were represented in numbers closely approximating to expectation. The $F_1$ from the reciprocal cross gave no seeds in a cross with one of its parent races and gave only four plants as a result of self-fertilization. These four plants were giants, and from one of them the race has been bred."

Eine weitere Riesenform von *P. sinensis*, und zwar der Varietät „White Queen Star", ist ungefähr gleichzeitig von F. Keeble (1912) im Verlaufe von Selektionsexperimenten mit Pflanzen, deren Blüten überzählige Petalen besaßen, erhalten und durch Selbstbefruchtung in 4 Generationen gezogen worden. Ob auch diese Riesenform tetraploid ist, ist noch nicht festgestellt, doch sehr wahrscheinlich, da sie in einer ganzen Anzahl von Eigenschaften mit Gregorys tetraploider *gigas*-Form übereinstimmt.

Im Gegensatz zu der 1909 von ihm untersuchten diploiden Riesenrasse gaben die beiden tetraploiden Riesenrassen Gregorys bei Kreuzungen mit verschiedenen anderen diploiden Rassen keine fertilen Samen. Dagegen erzeugten sie bei Selbstbefruchtung eine verhältnismäßig kleine Anzahl von Samen, so daß ihre Bestände bis jetzt in jeder Generation fast immer gering geblieben sind. Ganz ähnlich ist das Verhalten von Miß Keebles „Giant White Queen Star". Während Pflanzen der normalen „White Queen Star" sowohl bei Selbstbestäubung als auch bei Kreuzung mit anderen Varietäten von *P. sinensis* fertil waren, blieb die Riesenform relativ steril. Immerhin wurden durch Selbstbestäubung der erstmals 1908 erhaltenen Riesenform genügend Samen erhalten, um sie fortzupflanzen. Die partielle Sterilität der ersten Generation

[1]) Die Chromosomenzahl der *Primula*-Arten scheint recht variabel zu sein. Für *P. officinalis* hat neuerdings Dahlgren (1916) die haploide Zahl zu 11, die diploide zu 22 bestimmt.

trat später nur noch gemildert auf und ermöglichte in den folgenden Jahren einen schönen Samenertrag. Insgesamt wurden während vier Generationen mehrere hundert Nachkommen kultiviert und sorgfältig beobachtet, alle haben ohne Ausnahme die *gigas*-Form unverändert beibehalten. Kreuzungen zwischen „Giant White Queen Star" und anderen Varietäten blieben erfolglos, ganz gleich, ob die Riesenform als Samen- oder als Pollenelter benutzt wurde. Auch bei Rückkreuzung mit der Elternform, welche zu wiederholten Malen versucht wurde, war das Ergebnis, ein einziger zweifelhafter Fall ausgenommen, der zwei Samen lieferte, immer negativ.

Die Entstehungsgeschichte der Riesenformen von *Primula sinensis* ist nach den vorstehenden Angaben von derjenigen der fertilen *Primula Kewensis* verschieden. Diese ist erstmals aus Samen hervorgegangen, die durch Selbstbestäubung an einer in der Hauptsache sterilen $F_1$-Generation eines Artbastardes gewonnen wurden. Die Chromosomenverdoppelung ist hier also zunächst nicht als direkte Folge der Bastardierung aufgetreten, sondern derselben erst bei der Erzeugung der $F_2$-Generation nachgefolgt, bei der Entstehung der *P. Kewensis farinosa* dagegen schon unmittelbar nach der Bastardierung in der $F_1$-Generation vorhanden gewesen. Im Gegensatz dazu sind nun die Riesenformen von *P. sinensis* stets aus Kreuzungen zwischen Individuen derselben Rasse oder nach Selbstbestäubung entstanden. Der homozygotische Charakter der verwendeten Rassen dieser so formenreichen Zierpflanze dürfte allerdings bei der verhältnismäßig geringen Samenzahl der Primulafrüchte trotz angegebener Konstanz während einiger Generationen nicht über alle Maßen einwandfrei sicherstehen.

### c) Die Gigas-Formen in der Gattung Oenothera.

Den Beispielen für Chromosomenverdoppelung bei fertilen *Primula*-Hybriden schließt sich in mehrfacher Hinsicht ein schon einige Jahre früher zur Kenntnis gelangtes Vorkommnis innerhalb der an Mutationen reichen Formenkreise der Gattung *Oenothera* an. Aus der Fülle von Daten, welche in den letzten Jahren unsere Kenntnis der cytologischen Verhältnisse und Vorgänge am klassischen Studienobjekt der Mutationstheorie erweitert haben, seien nur einige wenige zur Beleuchtung der plötzlichen Chromosomenverdoppelung bei *O. Lamarckiana var. gigas* herausgegriffen [1]).

[1]) Zusammenstellungen mit den Chromosomenzahlen einer größeren Anzahl von *Oenothera*-Arten, Mutationen und Bastarden und den entsprechenden Literaturangaben finden sich bei Tischler (1915, S. 194/195) und Gates (1915).

| | Chromosomenzahl im | | Autoren |
|---|---|---|---|
| | Sporophyt | Gametophyt | |
| Oenothera biennis . . . . . | 14 | 7 | Gates 1909, Davis 1910. |
| „ muricata . . . . . | 14 | 7 | Stomps 1912, Renner 1914. |
| „ Lamarckiana . . . | 14 | 7 | Lutz 1907, Geerts 1907, 1909, Gates 1907, Davis 1911. |
| „ Lam. Mutanten (rubrinervis, nanella, laevifolia, oblonga, albida) | 14 | 7 | Gates 1908, 1909, Lutz 1908. |
| „ Lam. var. gigas . | 28 | 14 | Lutz 1907, Davis 1911, Gates 1908, 1909, 1911, 1915. |
| „ stenomeres var. gigas . . . . . | 28 | 14 | Bartlett 1915 a. |
| „ pratincola var. gigas . . . . . | 28 | 14 | „ 1915 b und c. |

*Oenothera Lamarckiana var. gigas* zeichnet sich durch ihre Gesamtgröße und die bedeutendere Größe einzelner Organe vor allen anderen Mutanten der *O. Lamarckiana* aus. Von dieser selbst ist sie (vgl. Fig. 100 und de Vries, 1901, I. S. 227) durch kräftigere Statur, breitere Blätter von besonders intensiv grüner Farbe, dickere Blütenknospen und größere Blüten unterschieden. Auch die Samen der *O. Lam. gigas* sind größer und schwerer als diejenigen der Stammpflanze, die Keimpflanzen kräftiger und die Blätter der jungen Pflanzen breiter[1]). Die an Kernen und Zellen vorgenommenen Messungen von Gates (1909, S. 529) haben eine der Chromosomenverdoppelung entsprechende Zunahme des Volumens ergeben, wo-

[1]) Über die Bedeutung von Änderungen der Chromosomenzahl für die Statur und die einzelnen morphologischen Merkmale der *Oenothera*-Mutanten und im besonderen über die Bedeutung der Chromosomenverdoppelung für das Zustandekommen des *Gigas*-Charakters gehen die Ansichten weit auseinander. Diejenigen Autoren, die Mutanten mit abweichender Chromosomenzahl auf „zufällige Unregelmäßigkeiten bei der Chromosomenverteilung" zurückführen, betrachten in der Regel auch die Besonderheit des zufällig erworbenen Chromosomensatzes als ausschlaggebend für die Abweichungen in der Statur der Mutanten. Stomps hat sich zu wiederholten Malen gegen so enge Beziehungen zwischen Statur und Chromosomenzahl ausgesprochen. Er ist der Ansicht, daß eine veränderte Chromosomenzahl vielmehr als Folge der sämtlichen Mutationserscheinungen angesehen werden müsse, die zu gleicher Zeit die anderen Merkmale des neu aufgetretenen Individuums hervorriefen. Als Beweismaterial für seine Ansicht führt er (1916, S. 134 ff.) verschiedene Tatsachen aus der Literatur und namentlich Ergebnisse eigener Untersuchungen an triploiden und tetraploiden Mutanten an, die ihm sicher zu stellen scheinen, „daß eine *Gigas* nicht infolge einer zufälligen Verdopplung des Chromosomensatzes der Mutterart in Erscheinung tritt. Sie ist im Gegenteil als eine richtige Mutation mit wesentlich neuen Eigenschaften zu betrachten und unter diesen Merkmalen ist die erhöhte Chromosomenzahl sogar von nebensächlicher Bedeutung".

bei speziell im Synapsis-Stadium der Kerne von Pollenmutterzellen das Volumenverhältnis 2 : 1 festgestellt wurde. Konstante Größenunterschiede der Zellen und Kerne von *O. Lam.* und *O. Lam. gigas* lassen auch die Figuren zu den vergleichend-cytologischen Studien von Davis (1911) erkennen. Einige derselben sind in Fig. 99 wiedergegeben.

Über die Entstehung der in Bartlett's Kulturen aufgetretenen und erst 1915 beschriebenen *O. stenomeres* und *O. pratincola var. gigas* liegen noch keine eingehenden Angaben vor. Die letztere ist in einem ersten Exemplare in einem von Bartlett untersuchten,

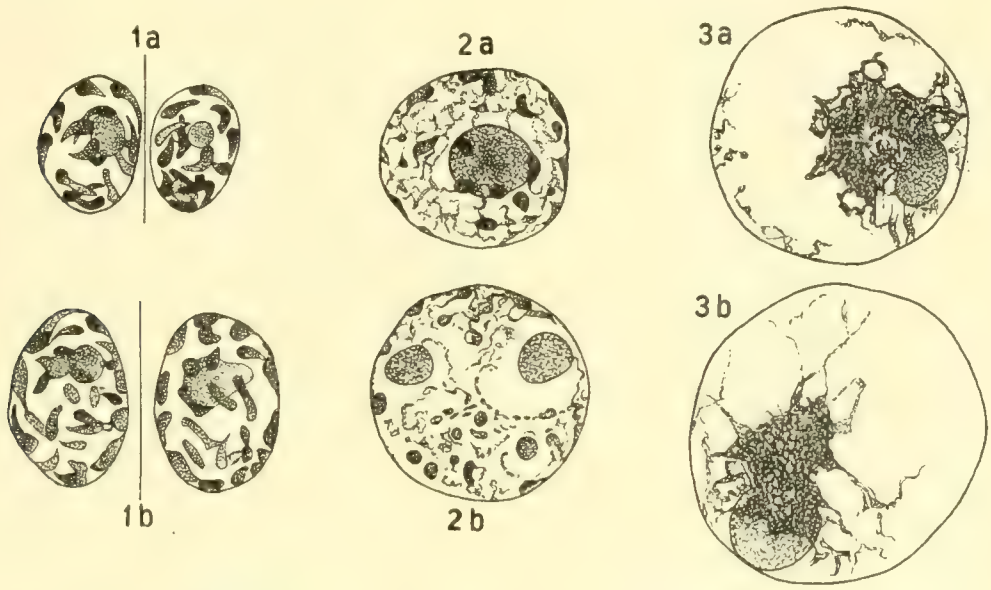



Fig. 99. Zellkerne gleicher Entwicklungsstadien aus dem Verlaufe der Pollenbildung von *Oenothera Lamarckiana (a)* und *O. Lam. gigas (b). 1a* und *b* Entsprechende Stadien (Telophase) der Teilung in einer Archesporzelle, Chromosomen noch sichtbar; *2a* und *b* Kerne von Pollenmutterzellen mit großem Nukleolus, Chromatinkörpern und feinem Fadennetz; *3a* und *b* Kerne von Pollenmutterzellen im Synapsisstadium. Nach Davis (1911, Fig. 1, 2, 8; 46, 48, 54). Vergr. 2000/1.

Massenmutationen liefernden Stamme der *O. pratincola* entstanden. An diesem Exemplare wurde die Chromosomenzahl bestimmt. Ein zweites Mal ist sie als Mutation aus der Nachkommenschaft eines anderen Stammes hervorgegangen, doch sind Chromosomenzahl und Erblichkeitsverhältnisse des letzteren Exemplares noch nicht bekannt geworden.

*Oenothera Lamarckiana gigas* dagegen ist schon bis 1909 nicht weniger als siebenmal entstanden. Sie erschien 1895 zum erstenmal und in einem einzigen Exemplare im Experimentiergarten von Hugo de Vries (1901, I. S. 159; 1913, S. 175) inmitten einer Gruppe von *O. Lamarckiana*, welche während drei vorausgegangenen Generationen konstant geblieben war. Irgendwelche

Zwischenstadien zwischen diesem einen stark abweichenden Individuum und den anderen Exemplaren typischer *O. Lamarckiana* waren nicht vorhanden. Die aus selbstbefruchteten Samen gezogenen Nachkommen dieses Individuums blieben konstant und waren ohne jede Ausnahme rein gigas. Dann stellte sie sich von neuem 1898 ein und zwar entstand sie dieses zweite Mal aus dem Samen einer Pflanze von *O. sublinearis*, welche ihrerseits ihren Ursprung unmittelbar aus der Lamarckianagruppe genommen hatte. 1899 ent-

Fig. 100. *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera Lamarckiana gigas*. *A.* typische Form, Sproßgipfel am Anfang der Blüte. *B. Gigas*-Form, Sproßgipfel am Anfang der Blüte; bei *a* ein Kronblatt einer Blüte abgebrochen, *b* verwelkende Blüten. Nach de Vries, aus Jost (1913, S. 530, Fig. 120).

stand sie zum dritten Male, und zwar als Resultat einer Kreuzung von *Oenothera lata* mit *O. hirtella*. Die 1898 aufgetretene Pflanze lieferte keine reifen Samen und die 1899 als Bastard entstandene *Gigas*-Pflanze starb schon als Rosette ab. Auch die weiteren Exemplare von *O. Lam. gigas*, die in den Kulturen von D. T. Mac Dougal und A. R. Schouten (vgl. die Lit. bei R. Gates 1909, Davis 1911) entstanden, sind leider nicht cytologisch untersucht worden. Die obengenannten Chromosomenzahlen von *O. Lam. gigas* sind ausschließlich an Nachkommen der 1895 in den Kulturen von de Vries aufgetretenen *Gigas*-Pflanze gefunden worden. Von

ihnen stammt auch das Material zu den besonders eingehenden Untersuchungen von Gates (1911b) und Davis (1911) über den Verlauf der Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen und ferner zu den interessanten Bastardierungsversuchen, die schon S. 330 erwähnt worden sind.

Wie *Primula Kewensis* hat also auch *Oenothera Lamarckiana gigas* verschiedenen Ursprung. *P. Kewensis farinosa* ist zweimal entstanden, das eine Mal direkt, das andere Mal indirekt als Hybride. In beiden Fällen ist die elterliche Chromosomenzahl verdoppelt. Das weist auf die Möglichkeit hin, daß auch *Oenothera Lam. gigas* nicht nur in der bis jetzt allein untersuchten, nach der Entstehung als Mutant geltenden Form, sondern auch in der als Bastard entstandenen Form die gleiche erhöhte Chromosomenzahl haben könnte. Durch den Nachweis, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes sich bei der Entstehung von *Primula Kewensis* und *P. sinensis gigas* als direkte oder indirekte Folge der Bastardierung, bei der Entstehung von *Oenothera Lam. gigas* zwar aus bisher noch unbekannten Gründen, aber jedenfalls unter dauernder Aufsicht des Experimentators vollzogen hat, ist, um mit Strasburger zu sprechen, „die ganze Vorstellung über Änderung der Chromosomenzahlen aus dem Gebiete der Theorie auf den Boden der Tatsachen versetzt worden". Es wurden hier im Experiment Resultate erreicht, ähnlich denjenigen, welche in der Natur zur Folge gehabt haben, daß innerhalb verschiedener Gattungen einzelne Arten die doppelte Chromosomenzahl anderer Arten aufweisen.

### 3. Die Beziehungen zwischen Chromosomenverdoppelung, Hybridismus und Apogamie.

Die in den beiden vorstehenden Abschnitten besprochenen Tatsachen ergeben, daß ungefähr die Hälfte der bis jetzt als apogam befundenen Angiospermen im Vergleich zu den befruchtungsbedürftigen Verwandten eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfahren hat. Ähnliche Verdoppelungen oder noch weitergehende Erhöhungen der Chromosomenzahlen werden auch innerhalb der fertilen Arten von Gattungen, bei Varietäten derselben Art, bei Mutationen, und was für unsere Beweisführung besonders wichtig ist, bei experimentell erzeugten, fertilen Artbastarden gefunden.

Die Entstehung tetraploider, neuer Pflanzenformen aus Stammformen mit diploidem Sporophyten durch einmalige Verdoppelung der Chromosomenzahl ist also möglich. Sie kann bei der Entstehung apogamer Sippen aus befruchtungsbedürftigen Stammformen ebenso plötzlich wie bei den besprochenen *Primula*-Bastarden und

den *Oenothera*-Mutationen eingetreten sein. Aus der Tatsache, daß einige Spezies mit erhöhter Chromosomenzahl apogam oder apospor sind, hat man bisher den Schluß gezogen, daß die Vereinigung der Apogamie mit tetraploider Chromosomenzahl auf dem Vorhandensein kausaler Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen beruhe. Es müßten demnach ganz ähnliche Beziehungen auch zwischen Chromosomenverdoppelung und Bastardierung, sowie zwischen Chromosomenverdoppelung und Mutation existieren. Einer solchen Annahme gegenüber erscheint es wohl zweckmäßiger, die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht als Ursache, sondern als Begleiterscheinung von Apogamie, Mutation und Bastardierung zu betrachten und die Frage zu prüfen, ob nicht in allen Fällen dieselbe oder ähnliche Ursachen dieselbe Folgeerscheinung auslösen.

Eine Verdoppelung des Chromosomensatzes infolge Bastardierung trifft Sporophyt und Gametophyt. Bei fertilen Bastarden bedingt sie eine gleiche Zunahme der Chromosomenzahl für Spermakern und Eikern. Trotz dieser Vermehrung können, wie die Beispiele der genannten Primeln und der *O. Lam. gigas* zeigen, die geschlechtlichen Funktionen fortdauern. Immerhin ist zu erwähnen, daß *O. Lam. gigas*, wie ihre Stammart, partielle Sterilität der Pollenkörner und Samenanlagen zeigt. Den Studien von Gates (1911b) und Davis (1911) über die Pollenentwicklung von *O. Lam. gigas* ist zu entnehmen, daß Unregelmäßigkeiten in der Verteilung der Chromosomen im Verlauf der Reduktionsteilungen von *O. Lam.* und *O. Lam. gigas* (vgl. Fig. 104) recht häufig sind und wenigstens teilweise zur Pollensterilität dieser Formen beitragen werden. Partielle Sterilität und andere Eigentümlichkeiten im Entwicklungsgang veranlaßten Gates sogar zur Hypothese, daß auch *O. Lam. gigas* Zeichen von Apogamie ausbilde. Weitere Untersuchungen an *O. Lam. gigas* und ebenso an *O. stenomeres* und *pratincola gigas*[1]) werden sich also vor allem mit der Feststellung dieser Neigung zur Apogamie und mit dem Nachweis eines hybriden Ursprunges dieser Formen besonders eingehend zu beschäftigen haben.

[1]) Von der primären Mutation *Oenothera pratincola gigas* wurden aus einer größeren Anzahl von Kapseln nur eine geringe Anzahl von Samen erhalten, die insgesamt eine überlebende Nachkommenschaft von 16 Stöcken lieferte. Diese glichen alle nicht dem Elternstock, sondern anderen Mutationen der *O. pratincola*. Auch die Kreuzung von *O. pratincola gigas* mit *O. pratincola f. typica* gab sehr verschiedenartige Nachkommen. Diese zeichneten sich gleich den reinen Nachkommen der *O. pratincola gigas* und den anderen Massenmutanten der *O. pratincola* durch geringe Fruchtbarkeit und Bildung tauber Samen aus.

## C. Zeitpunkt und Mechanik der Chromosomenvermehrung bei Apogamen und bei Bastarden.

Für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen spricht weiter der Umstand, daß man sich im letzten Jahrzehnt über die Vorgänge der Chromosomenvermehrung bei Apogamen einerseits, bei den experimentell erzeugten tetraploiden Bastarden anderseits ganz ähnliche Vorstellungen gemacht hat.

### 1. Entstehung von Tetraploidie infolge abnormaler Teilungen von Zygotenkernen oder Vereinigung diploider Gameten.

Über Zeitpunkt und Mechanik der Chromosomenvermehrung bei Apogamen hat im besonderen Strasburger im Anschluß an seine Untersuchungen an *Wikstroemia* eingehende Erörterungen angestellt.

Da *Wikstroemia canescens* hinsichtlich ihrer Chromosomenzahlen mit den anderen bisher untersuchten *Thymelaeaceae* übereinstimmt, so sind 9 als haploide, 18 als diploide Chromosomenzahl die Aus-

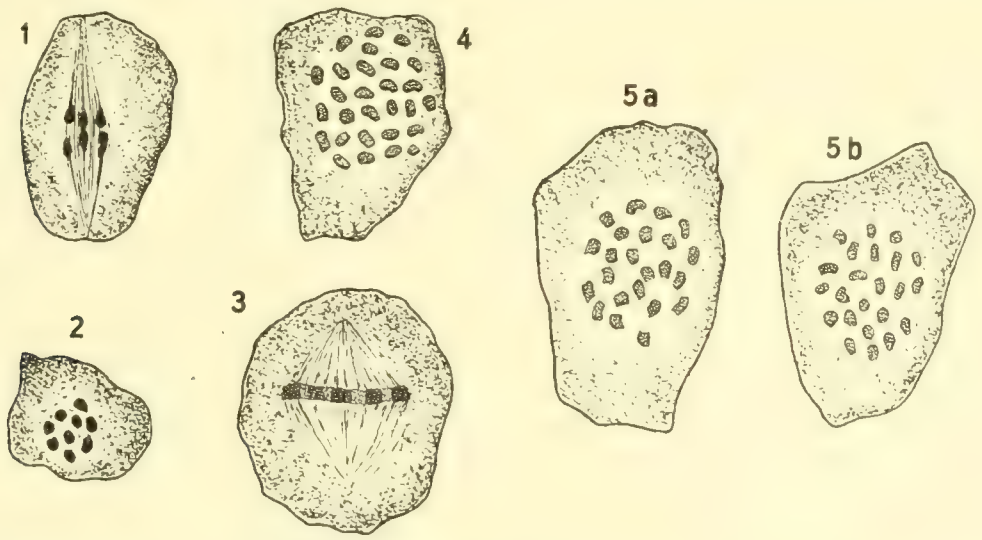



Fig. 101. Chromosomenzahlen bei amphimiktischen und apomiktischen *Wikstroemia*-Arten. *1* und *2* Stadien der ersten Kernteilung in Pollenmutterzellen von *W. canescens*, *1* mit Seitenansicht der Reduktionsspindel, *2* Kernplatte mit 9 Chromosomen in Polansicht. *3*—*5* Stadien aus dem Teilungsverlauf der Pollenmutterzellen von *W. indica*. *3* Reduktionsspindel in Seitenansicht, *4* Reduktionskernplatte mit 28 Chromosomen in Polansicht. *5* Anaphase der Reduktionsteilung, in *a* und *b* die obere und die untere der beiden durch Teilung der Reduktionskernplatte erzeugten Tochterkernanlagen. Nach Strasburger (1910b, Taf. VI, Fig. 3, 4, 7, 8, 9a und b). Vergr. 1600/1.

gangspunkte für Deutungsversuche anderer in der Gattung *Wikstroemia* auftretender Chromosomenzahlen. Die Vergleichung der Reduktionsspindeln in den Pollenmutterzellen von *W. canescens* und *indica* hat ergeben, daß die Vermehrung der Chromosomenzahl von *W. indica* keine Größenabnahme derselben zur Folge gehabt hat. Ihre Gemini sind vielmehr größer als die-

jenigen von *W. canescens* und entsprechend der Zunahme der Chromosomenzahl ist auch der Durchmesser der Kerne gewachsen.

Für das Zustandekommen der Chromosomenvermehrung können Vorgänge der Quer- oder Längsspaltung in Frage kommen. Querteilung aller Chromosomen von *W. canescens* in je drei Stücke würde für den Sporophyten der *W. indica* 54 Chromosomen, für die Reduktionsteilung in ihren Pollenmutterzellen 27 Gemini ergeben, also Zahlen, die mit den beobachteten annähernd übereinstimmen. Gegen die Wahrscheinlichkeit derartiger Querteilungen sprechen nach Strasburger (1910b, S. 402) die beobachteten Größenverhältnisse der Chromosomen und Kerne, „welche gebieterisch die Annahme verlangen, daß sich bei *W. indica* die Zahl ganzer Chromosomen vermehrt habe". Es erscheint ihm daher nur die Vorstellung zulässig, daß eine Vermehrung der Chromosomen von *W. indica* auf dem Wege der Längsspaltung erfolgt sei. Strasburger führt weiter aus, daß zwei Wege aus dem Bereiche der bisherigen Erfahrungen[1]) ein solches Ergebnis zeitigen könnten: „eine mitotische Kernteilung, die von einer Wiedervereinigung der Tochterkerne gefolgt wird, oder überzählige Längsspaltungen der Chromosomen in den Prophasen einer Kernteilung". Den phylogenetischen Weg zu der bei *W. indica* erfolgten Chromosomenvermehrung stellte sich Strasburger durch die Annahme vor, „es sei, aus gegebenen Gründen, in einem befruchteten *Wikstroemia*-Ei, das die ursprünglichen 2 mal 9 Chromosomen im Keimkern führte, einer Verdoppelung dieser 18 Chromosomen nicht die Zellteilung gefolgt, was die Entstehung eines Kerns mit 36 Chromosomen veranlaßte". Dieser tetraploide Kern erst hätte dann als Ausgangspunkt für die Keimbildung gedient. Die Chromosomenverdoppelung im Keimkern selbst erschien Strasburger denkbar, sowohl als Folge einer unvollendeten Kernteilung, die nach vollzogener Trennung der Tochterchromosomen in der Anaphase rückläufig wird und ein Verschmelzungsprodukt mit

[1]) Für eine Reihe von Fällen ist bekannt, daß in den Zellen mit abnorm gesteigertem Stoffwechsel nicht nur eine starke Vermehrung des Chromatingehaltes der Kerne, sondern im Verlauf ihrer Teilungen auch eine deutliche Längsspaltung der Chromosomen außer der normal im Verlauf der Mitose eintretenden oder doch ein Anlauf dazu stattfindet. Als Beispiele für diese Vorgänge zitiert z. B. Tischler (1910, S. 659) Angaben von Rosenberg für die Kerne der Suspensorzellen von *Capsella* und für Kerne aus dem Konnektive von *Drosera,* das durch ein Insekt angestochen worden war. Ferner gehören hierher Angaben von v. Guttenberg über das Verhalten der durch Parasiten gereizten Kerne von *Adoxa,* von Nemec über die Erhaltung einer durch Hyperchromasie erreichten höheren Chromosomenzahl während der nächstfolgenden Kernteilungen in Zellen dekapitierter Wurzeln von *Asplenium decussatum.* Schließlich gehört hierher auch die schon S. 303 erwähnte Eigentümlichkeit, daß im unteren Embryosackkern von *Lilium* und *Tulipa* bei besonders kräftiger Ernährung ebenfalls eine bis zur Verdoppelung gehende Zunahme der Chromosomenzahl stattfindet.

doppelter Chromosomenzahl liefert, oder auch verursacht durch die Wiedervereinigung der schon getrennten beiden ersten Kerne der Keimanlage, auf deren Bildung eine Zellteilung nicht nachfolge. Beide Vorgänge sind, unter Anwendung der zuerst von Nemec (vgl. 1910) ausgearbeiteten Methoden, z. B. in chloralisierten Erbsenwurzeln künstlich zu erzeugen und führen, wie dieser gezeigt hat, stets zur Bildung von tetraploiden Kernen.

Die Chromosomenzahl von *Wikstroemia indica* wird durch die Annahme eines solchen Modus der Verdoppelung nicht völlig er-

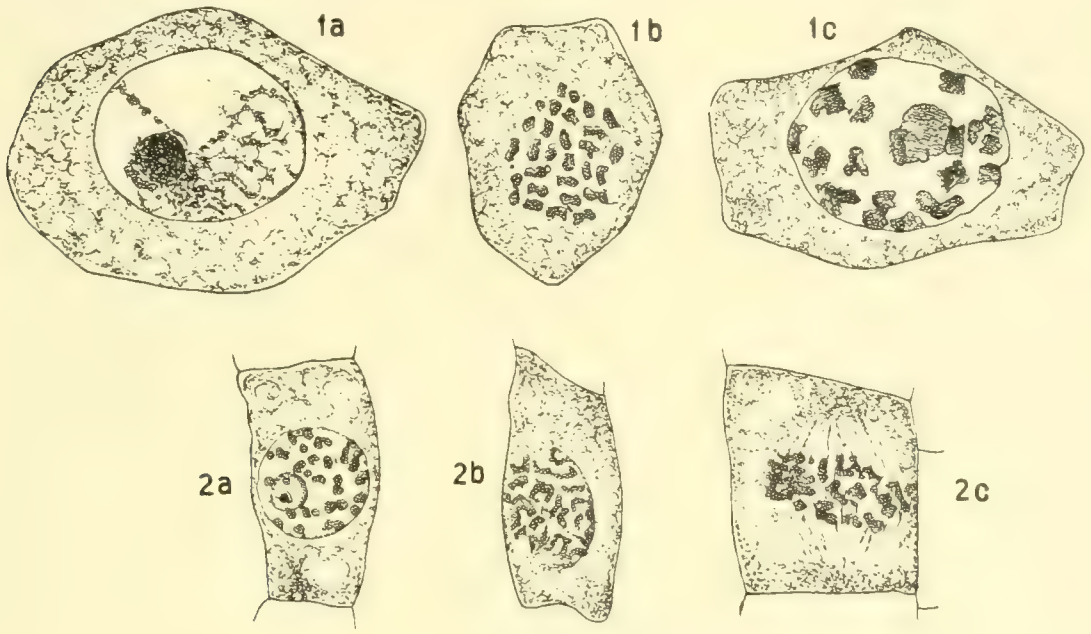



Fig. 102. Heterotypische und vegetative Kernteilungen bei *Wikstroemia indica*. *1a—c* verschiedene Stadien der Ausbildung der Pollenmutterzellen, *a* Kern im Synapsisstadium, *c* Kern im Stadium der Diakinese, *b* Polansicht der Reduktionskernplatte. *2a—c* verschiedene Kernteilungsstadien in diploid-somatischen Zellen jugendlicher Gewebe; *a* Kern einer Nucelluszelle in den Prophasen der Teilung, *b* Polansicht der Kernplatte in einer Nucelluszelle, *c* Ansicht der Kernplatte in einer Zelle der äußeren Zellreihe des inneren Integumentes. Nach Strasburger (1909a, Taf. 1, Fig. 4, 5, 10, 18, 23 und 28). Vergr. 1600/1.

klärt. Sie macht noch eine weitere Hilfshypothese notwendig, auf welche später (vgl. S. 352) einzutreten sein wird. Dagegen könnte durch einen der beiden angegebenen Vorgänge sehr wohl die im Vergleich zu *Alchemilla arvensis* verdoppelte Chromosomenzahl bei fertilen und apogamen Eualchemillen entstanden sein. Auch hier zeigt nämlich nach Strasburger die Vergleichung der Kernteilungsbilder und der Kerngrößen, daß die Zahl ganzer Chromosomen bei den Eualchemillen gegenüber *A. arvensis* verdoppelt worden ist. Nimmt man die Gametophyten von *A. arvensis* mit 16 Chromosomen als haploid, ihre Sporophyten mit 32 als diploid an, so sind die Sporophyten der Eualchemillen tetraploid. Andere Gattungen der Rosaceen, wie z. B. *Rubus* und *Rosa*, weisen

auch niedrigere Chromosomenzahlen, 6 und 8 auf. Sollte also die Zahl 16 der Gemini in Pollenmutterzellen oder einzelner Chromosomen in den Gametophytenkernen des Subgenus *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* etwa die Verdoppelung einer ursprünglichen Zahl acht darstellen, so wären schon die *Aphanes* im Sporophyten tetraploid, die Eualchemillen dagegen oktoploid. Auch die Chromosomenzahl von *Antennaria alpina* (52 Chromosomen im Sporophyten) fände, da die naheverwandte und normal geschlechtliche *A. dioica* nur 26 Chromosomen aufweist, durch diese Annahme ihre Erklärung.

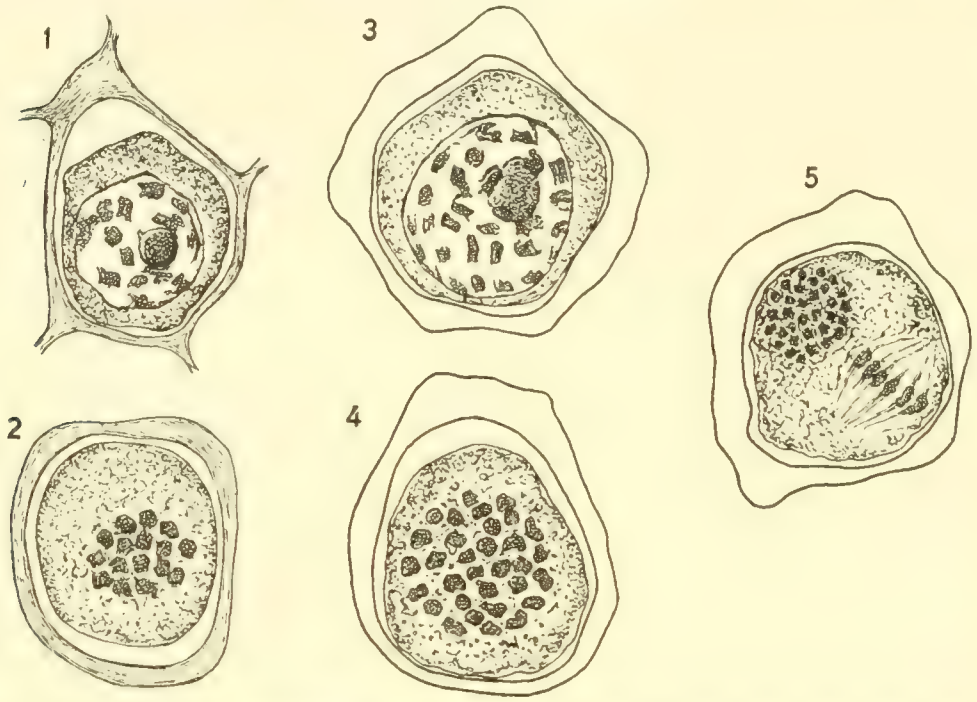



Fig. 103. Chromosomenzahlen der amphimiktischen und apomiktischen *Alchemillen*. *1* und *2* Kernteilungsfiguren in Pollenmutterzellen von *A. arvensis L.* *1* Stadium der Diakinese, die bivalenten Chromosomen bei verschiedener Einstellung eingetragen; *2* Kernplatte mit 16 Doppelchromosomen in Polansicht; *3—5* Kernteilungsstadien in Pollenmutterzellen von *A. speciosa Bus.* *3* Stadium der Diakinese, *4* Kernplatte der heterotypischen Spindel mit 32 Gemini in Polansicht; *5* zweiter Teilungsschritt in der Pollenmutterzelle, in der einen Tochterzelle die Kernspindel in Seitenansicht, in der anderen die Kernplatte in Polansicht mit 32 Chromosomen. Nach Strasburger (1905, Taf. I, Fig. 1, 4, 11, 13 und 14). Vergr. 1500/1.

Hinsichtlich der apogamen Hieracien hat sich Rosenberg schon 1907 ebenfalls dahin geäußert, es könnte die Doppelzahl von Chromosomen, die apogame Arten im Vergleich zu normalgeschlechtlichen aufweisen, die Folge einer Längsspaltung von Chromosomen ohne nachfolgende Kernteilung sein. Auf dieselbe Möglichkeit hat er auch wieder in seiner Studie „Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*“ (1909, S. 161) hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht, daß in dieser Formenreihe einzelne Arten mit der Chromosomenvermehrung zugleich zur Apogamie übergegangen sind.

Daß aber Chromosomenverdoppelung nicht immer Apogamie zur Folge hat, sondern tetraploid gewordene Pflanzen auch fertil sein können, zeigen ja die bereits besprochenen Beispiele von *O. Lam. gigas* und die tetraploid gewordenen Primeln. Auch für diese sind aber, soweit bis jetzt diesbezügliche Untersuchungen und Äußerungen überhaupt vorliegen, zum Teil ganz ähnliche Vorgänge der Chromosomenverdoppelung angenommen worden.

Die Tragweite der Chromosomenverdoppelung von *O. Lam. gigas* und der Frage nach dem Zustandekommen einer solchen Verdoppelung ist von de Vries sofort erkannt worden und veranlaßte ihn (1908, S. 756) zu der Bemerkung: „Es ist eine sehr wichtige Frage, ob die Verdoppelung bei dieser Mutation durch eine Längsspaltung oder durch Querteilungen erreicht worden ist. Im ersteren Falle würde die *O. Lam. gigas* zwei vollständige Sätze von je 14 Chromosomen führen und dürfte jeder einzelne Satz für die Vertretung aller erblichen Eigenschaften genügen. Es würde dieses auf eine ähnliche Erklärung auch für anderweitig beobachtete hohe Chromosomenzahlen hinweisen". Diese Gedanken hat Gates (1909, S. 549) weiter verfolgt und ist zur Ansicht gekommen, „that the double number of chromosomes in *O. gigas* originated soon after fertilization, by the failure of a nucleus to complete its division after the chromosomes had divided". Für die Annahme einer Verdoppelung der Chromosomenzahl in ein- oder wenigzelligen Keimanlagen ist auch Davis (1911) eingetreten und ebenso war Strasburger (1910 b) der Ansicht, daß diese Annahme unter den vorauszusehenden Möglichkeiten mehr Aussicht habe, das Richtige getroffen zu haben als andere. Sicher ist nach ihm, „daß die *O. Lam. gigas* gleich bei der Keimung des Samens, aus dem sie hervorgeht, sich durch die Merkmale, die H. de Vries veranlaßten, sie ‚gigas' zu nennen, als solche zu erkennen gibt".

Auf eine weitere Möglichkeit der Entstehung einer tetraploiden Chromosomenzahl durch Längsteilung der Chromosomen ohne nachfolgende Kernteilung oder in Verbindung mit erneuter Verschmelzung der Teilkerne hat Gates (1911 und 1913) hingewiesen. Geerts 1909, S. 144) hatte bei seinen Untersuchungen an *O. Lamarckiana* in einer Pollenmutterzelle statt 14 Chromosomen derer 28 vorgefunden. Während Stomps die Ansicht vertrat, daß eine solche Mutterzelle eine Chromosomenreduktion erfahre, die später entstehende (diploide) Eizelle nach normaler Befruchtung einen triploidkernigen, nach Befruchtung mit einem ebenfalls diploiden Spermakern einen tetraploiden Embryo liefere, hält Gates in einem solchen Falle die Entstehung der tetraploiden Zahl ebenfalls für die Folge einer unterbrochenen und trotz bereits eingetretener Chromosomenteilung rückgängig gemachten Teilung. Die Annahme

einer nachfolgenden Reduktion auf 14 Chromosomen mit sich anschließender Embryosackentwicklung und Befruchtung des Eies hält

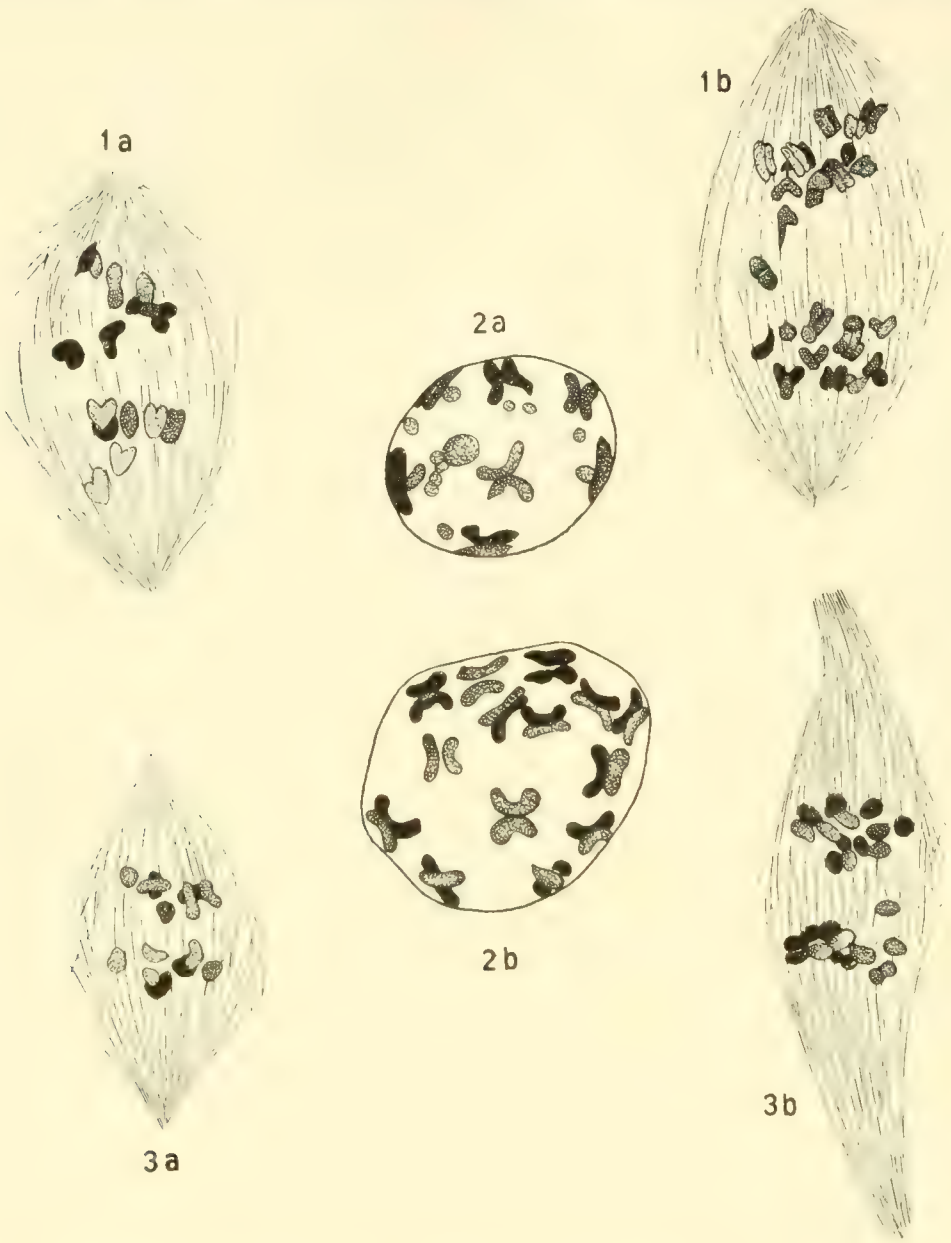



Fig. 104. Stadien aus dem Verlauf der hetero- und homöotypischen Teilung in Pollenmutterzellen von *Oenothera Lamarckiana (a)* und *O. Lam. gigas (b)*. *1a* und *b* Anaphase der heterotypischen Teilung, in der Teilung von *O. Lam. (a)* gegen jeden Pol 7 Chromosomen, in derjenigen von *O. Lam. gigas (1b)* je 14 Chromosomen wandernd, einzelne Chromosomen zeigen die den homöotypischen Teilungsschritt vorbereitende Längsspaltung. *2a* und *b* Kerne der Interkinesis zwischen hetero- und homöotypischer Teilung, in *a* 7 Paare, in *b* 14 Paare meistens U-förmiger Chromosomenpaare. *3a* und *b* Beginn der Anaphase der homöotypischen Teilung, in *a* je 7, in *b* je 14 Chromosomen gegen einen Pol wandernd. Nach Davis (1911, Fig. 28, 33, 37; 67, 72 und 75). Vergr. 2000/1.

er nicht für zwingend. In Anbetracht der engen Beziehungen zwischen Tetraploidie und Apogamie hält er es für nicht weniger

wahrscheinlich, daß sich eine solche Mutterzelle apogam entwickeln und ohne Reduktion und Befruchtung zur Keimbildung führen könnte. „Indeed, this may have been the manner of origin of *O. gigas*, instead of the failure to complete a mitosis in the fertilized egg as J previously suggested. A decision as to whether this suspended mitosis occurred in the megaspore mother-cell or in the fertilized egg or young embryo will only be possible with further observations."

Über das Zustandekommen der Chromosomenverdoppelung von *Primula sinensis gigas* liegen zurzeit leider noch keine Angaben vor. Auch über Primula Kewensis hat sich L. Digby, deren Hauptaufgabe das Studium der Reduktionsteilung von *Primula floribunda*, *verticillata* und ihrer Bastarde war, nur ganz kurz geäußert. Sie schreibt über die Entstehung der fertilen *P. Kewensis* (1912, S. 372) „By some means, probably at the act of fertilization of the single pin (langgriffelig) flower, by pollen of the thrum (kurzgriffelig) flower, borne on the sterile stock, the 4x number of chromosomes has been obtained, and this 4x number is characteristic of all its subsequent generations. Moreover, *P. Kewensis* with the 4x number is fertile, whilst *P. Kewensis* with the 2x number is sterile." Über die Mechanik der Chromosomenverdoppelung selbst hat sich L. Digby nicht geäußert. Die von Strasburger zur Erklärung der Tetraploidie bei Apogamen angenommene Längsspaltung der Chromosomen mit nachfolgender Kernverschmelzung in der Keimzelle, vielleicht auch die Gatessche Annahme einer Chromosomenverdoppelung und eines Ausfalles der Reduktion in Embryosackmutterzellen sind jedenfalls auch bei weiteren Untersuchungen an den genannten Primeln ins Auge zu fassen.

Eine zweite Möglichkeit der Entstehung von Tetraploidie besteht in der Erzeugung tetraploider Zygoten aus diploiden Gameten. Auf diese Möglichkeit ist ebenfalls von verschiedenen Autoren hingewiesen worden. Sie hätte zur Voraussetzung, daß bei den Eltern tetraploider Bastarde und den Ursprungsformen von tetraploiden Mutationen sowohl bei der Teilung von Pollen- wie von Embryosackmutterzellen entweder gelegentlich die Reduktionsteilung ausbleibt und damit, oder sonstwie, die Entwicklung diploidkerniger Pollenkörner und diploidkerniger Embryosäcke möglich wird. Nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen ist zu erwarten, daß solche diploidkernige Pollenkörner und Embryosäcke bei sonst normalgeschlechtlichen Pflanzen, wenn überhaupt, nur in sehr kleiner Zahl gebildet werden. Die Möglichkeit, daß gerade diese diploidkernigen Gameten zur Vereinigung kommen, ist gering und die Entstehung tetraploider Nachkommen wird auch unter einer sehr großen Anzahl von Nachkommen solcher Pflanzen

außerordentlich selten bleiben. Für *O. Lam. gigas* haben im besonderen Stomps (1912, 1916) und de Vries (1913, 1915) die Ansicht vertreten, daß die Erhöhung der Chromosomenzahl auf dem Zusammentreten von zwei mutierten Sexualzellen mit verdoppelter Chromosomenzahl, also mit je 14 haploiden Chromosomen beruhe[1]). Mit dieser Annahme wäre auch die Entstehung der „Hero" oder *semigigas* Form von *O. Lamarckiana* und *O. biennis* erklärt, deren Existenz unabhängig voneinander von M. A. Lutz (1912) und Stomps (1912b) nachgewiesen worden ist. Beide führen in ihren Kernen 21 Chromosomen. Sie könnten somit entstanden sein durch das Zusammentreten einer mutierten Sexualzelle mit 14 Chromosomen und einer normalen Sexualzelle mit 7 Chromosomen. Im äußeren Aussehen und in ihrer Chromosomenzahl stimmen diese „Halbmutanten" auch vollständig mit den experimentell hergestellten Bastarden zwischen *O. Lam. gigas* und *O. Lam. typus* überein. Entsprechend ihrer Entstehungsart müßten die *semigigas*-Formen bedeutend häufiger auftreten als die *gigas*-Formen. Das ist nach den Feststellungen der *Oenothera*-Forscher auch der Fall. So geben Stomps (1912a, S. 415) und de Vries (1913, S. 329) an, daß in den Kulturen von *O. Lam.* die *semigigas*-Form zu 0,3% aufgetreten ist, während z. B. die Mutation *O. Lam. nanella* zu 1—2% entstand. Daraus läßt sich nach Stomps schließen, „daß bei *O. Lam.* bzw. einigen ihrer Mutanten unter 1000 Eizellen drei 14 Chromosomen aufweisen, und, wenn man annimmt, daß dasselbe auch bei den Pollenkörnern der Fall ist, daß der Mutationskoëffizient von *O. Lam. semigigas* ungefähr 0,6% ist. Somit kann man unter einer Million *Lamarckiana*-Pflanzen nur 9 wirkliche *gigas*-Pflanzen erwarten, oder mit anderen Worten, der Mutationskoeffizient von *O. gigas* muß ungefähr $\frac{0{,}3}{100} \times \frac{0{,}3}{100} = \frac{0{,}09}{10\,000}$ oder 0,0009% betragen"[2]). Noch kleiner ist die Anzahl von *semigigas* und *gigas*-Formen

[1]) Die Besonderheiten in den Prophasen der Kernteilung, aus der Tochterkerne mit verdoppelter Chromosomenzahl hervorgehen, möchte ich an dieser Stelle gänzlich außer Diskussion lassen. Auch hierüber stehen sich zwei recht schwer beweisbare Ansichten gegenüber. Für unsere Fragestellung kommt zunächst nicht in Betracht, ob *O. Lamarckiana* „gelegentlich unreduzierte Keimzellen hervorbringt" oder ob ihr die Befähigung zur Bildung von Keimzellen zukommt, „in denen infolge der Mutation in *gigas* die Chromosomenzahl verdoppelt worden ist". Es genügt, hier die Möglichkeit einer Entstehung der *O. Lam. gigas* durch Vereinigung von Geschlechtszellen mit verdoppelter Chromosomenzahl zu besprechen.

[2]) Ursprüngliches Mittel zur Bestimmung des Mutationskoëffizienten für *O. Lam. semigigas* und *gigas* war, aus den durch reine Selbstbestäubung gewonnenen Samen große Kulturen von *O. Lamarckiana* zu züchten und in diesen die *semigigas*-Individuen zu zählen. Später ist eine sehr schöne und bedeutend einfachere Methode ausgearbeitet worden, die Stomps (1912a, S. 414 und 1916, S. 143) beschrieben und in ihren Resultaten diskutiert hat. Sie beruht auf Erfahrungen über die Lebensfähigkeit bestimmter *O. Lam.*-Bastarde. *O. Lam.* gibt nach Bestäubung mit

in der Nachkommenschaft selbstbestäubter *O. biennis*. Unter 8500 Pflanzen, die von Stomps seit 1905 aus Samen von drei bis vier Stöcken in reiner Linie gezogen worden waren, ist *O. biennis semigigas* in 4 Individuen, also zu 0,05% aufgetreten, während in der gleichen Nachkommenschaft acht Zwerge = 0,1% enthalten waren. Aus der ganzen ausgedehnten Kultur war dagegen keine einzige *gigas*-Form hervorgegangen. Ausgehend von der Annahme, daß auch bei *O. biennis* mutierte diploide Pollenkörner ebenso häufig seien wie diploide Eizellen, schreibt daher de Vries (1915a, S. 189): „With a chance of one sexual cell mutated into *O. gigas* in every 2000, the expectation for the copulation of two such cells is evidently only one in every 4 000 000."

Auf die Entstehung der tetraploiden Bastarde von *Primula* läßt sich diese zweite Hypothese über den Vorgang der Chromosomenverdoppelung nicht gut anwenden. Gegen die häufige Entstehung diploider Gameten bei der sterilen *P. Kewensis* spricht der von L. Digby speziell hervorgehobene Umstand, daß auch in der Gametophytengeneration derselben 9 Chromosomen, also die haploide Anzahl, gefunden worden ist. Es könnte sich also auch hier nur um eine gelegentliche Ausbildung einzelner diploidkerniger Pollenkörner und Embryosäcke handeln. Es hieße daher doch wohl einen mehr als ungewöhnlichen Zufall in Rechnung ziehen wollen, wenn angenommen werden sollte, daß im Gynaeceum der bewußten einen langgriffeligen Blüte gerade eine Samenanlage mit einer solchen diploiden Eizelle enthalten gewesen und vom Spermakern eines ebenfalls ausnahmsweise entstandenen diploiden Pollenkornes einer anderen, kurzgriffeligen Blüte befruchtet worden sei.

Noch unwahrscheinlicher ist übrigens eine solche Entstehung der Tetraploidie für den 1910 in Kew experimentell erzeugten und völlig mit *P. Kewensis farinosa* übereinstimmenden fertilen Bastard, der nicht auf dem Umwege über einen sterilen Bastard, sondern als direktes Bastardierungsprodukt von *P. verticillata* und *P. floribunda isabellina* entstanden ist. Da die tetraploiden fertilen Primeln sowohl als direkte Kreuzungsprodukte als auch indirekt durch Selbstbefruchtung eines Bastardes nach längerem, sterilem Zwischenstadium entstanden sind, ist es wahrscheinlicher, daß in beiden Fällen die Chromosomenverdoppelung als Folge

Pollen von *O. Millersii, syrticola* oder *atrovirens* Samen, aus denen fast ausschließlich gelbliche und bald absterbende Keimlinge hervorgehen. Kreuzt man dagegen *O. gigas* mit diesen Arten, so wird eine vollständig grüne und lebensfähige erste Generation erhalten. Dasselbe ist natürlich auch der Fall, wenn in *gigas* mutierte Eizellen von *O. Lam.* vom Pollen der genannten Arten befruchtet werden. Da nach späteren Untersuchungen (vgl. Stomps, 1916, S. 143) auch *O. atrovirens* in *gigas* mutieren kann, sind die oben angegebenen Werte für die Mutationskoëffizienten von *O. Lam. semigigas* und *gigas* eher noch etwas niedriger zu veranschlagen.

der Kreuzung aufgetreten ist und nach der Verschmelzung haploider Gameten in der für *Wikstroemia* beschriebenen Art und Weise stattgefunden hat.

Für die Annahme einer Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Längsteilung des bei der Kreuzbefruchtung zustande gekommenen Chromosomensatzes spricht vielleicht auch der Umstand, daß bei *P. Kewensis* mit der Chromosomenverdoppelung zwar ersichtlich der Übergang von Sterilität zur Bildung entwicklungsfähiger Samen verbunden ist, dagegen keine weiteren neuen Eigenschaften aufgetreten sind oder sonstige Änderungen im Keimplasma stattgefunden haben, was für die Kopulation „mutierter" Gameten doch sicherlich erwartet werden müßte.

## 2. Triploidie und Ditriploidie als Folge dispermatischer Befruchtung.

Mit der Annahme einer der Zygotenbildung nachfolgenden Chromosomenverdoppelung durch Längsspaltung der Chromosomen sind die erhöhten Chromosomenzahlen der Apogamen noch nicht vollständig erklärt. Einige apogame Angiospermen, darunter die von Strasburger selbst untersuchte *Wikstroemia indica*, weisen Chromosomenzahlen auf, welche das sechs- bis achtfache der Haploidzahl befruchtungsbedürftiger Verwandten beträgt. Eine einmalige Kernverschmelzung im befruchteten Ei oder ein anderer zur Chromosomenverdoppelung führender Vorgang reicht also zu deren Erzeugung nicht aus.

Eine nochmalige Wiederholung desselben Vorganges an bereits tetraploid gewordenen Individuen würde, wie Strasburger (1910b, S. 405) ausführt, oktoploide, also noch chromosomenreichere Sporophyten liefern als sie *W. indica* zukommen. Die gleichmäßige Berücksichtigung all seiner an den Pollenmutterzellen dieser Pflanze gesammelten Erfahrungen scheint ihm aber die Annahme einer zweimaligen Kernverschmelzung nicht auszuschließen, denn „tatsächlich haben uns die Zählungen der Gemini in den Kernplatten der Reduktionsspindeln Schwankungen zwischen 22 und 29 ergeben. An der vollen Sicherheit der Zählung war vielfach nicht zu zweifeln und aus ihr somit zu entnehmen, daß eine Verminderung der Zahl der Gemini innerhalb der beobachteten Grenzen möglich ist". So kommt er zum Schlusse, daß die Chromosomenzahlen, die sich aus den phylogenetisch vorausgesetzten zweimaligen Kernverschmelzungen ergeben, nämlich 72 für den oktoploiden Sporophyten und 36 für den tetraploiden Gametophyten, im Laufe der Zeiten auf die jetzt zu beobachtenden Zahlen zurückgegangen seien. Den von ihm sonst vertretenen Anschauungen über Chromosomen-Individualität und konkrete Erbeinheiten würde, wie Stras-

burger bemerkt, die Annahme eines solchen Chromosomenverlustes nicht widersprechen, da sie mit der Voraussetzung von Polyploidie verknüpft sei. Bei Annahme einer erblich fixierten Vermehrung ihrer Chromosomen durch Längsspaltung sind die Kerne von *W. indica* mit einem mehrfachen Satze homologer Chromosomen ausgestattet. Jede Erbeinheit und jede Chromosomenart ist im oktoploiden Kern mehrfach vertreten, „so mögen diese Wiederholungen Bedingungen schaffen, die zu einer Verminderung der überzähligen Chromosomen führen". Von der Erörterung anderer Möglichkeiten, die zu einer Vermehrung des Chromosomensatzes in den Kernen von *W. indica* hätten führen können, sah Strasburger ab, da er bei den Versuchen, sie anzuwenden, auf noch wesentlich größere theoretische Schwierigkeiten gestoßen sei, als auf dem eben skizzierten Wege, „der allerdings auch nicht immer eben war".

Bei *Wikstroemia indica,* wie auch bei *Hieracium flagellare* und *Burmannia coelestis* beträgt die Chromosomenzahl ungefähr das Sechsfache der Haploidzahl bei befruchtungsbedürftigen Verwandten. Es scheint mir daher prüfenswert, ob sie statt auf dem Umwege einer zweimal wiederholten Längsspaltung des Chromosomensatzes mit nachfolgendem allmählichem Chromosomenverlust einer oktoploiden Pflanze nicht besser als Entstehung von Ditriploidie (Hexaploidie) gedeutet werden könnte. Triploidie und Ditriploidie sind denkbar als Produkte von di- oder polyspermatischer Befruchtung.

Eine dispermatische Befruchtung hat eine Verschmelzung von drei haploiden Kernen (ein Eikern und zwei Spermakerne) zum Zygotenkern zur Folge. Der aus dem so befruchteten Ei hervorgehende Sporophyt wird unter Umständen nicht diploide, sondern triploide Kerne[1]) aufweisen. Von den bis jetzt bekannten apogamen

[1]) Triploide Chromosomenzahlen im Sporophyten können außer durch dispermatische Befruchtung auch durch Bastardierung von verschieden chromosomigen Arten oder Varietäten zustande kommen. Als Beispiel ist schon Seite 329 *Drosera rotundifolia* × *longifolia* erwähnt worden. Recht zahlreich sind Bastarde mit triploider Chromosomenzahl innerhalb der Gattung *Oenothera.* Die wichtigsten derselben sind *O. Lam. typ.* × *O. Lam. gigas* (= var. semigigas) und *O. Lam. lata* × *O. Lam. gigas.* Ihre Chromosomenzahlen verhalten sich zu denjenigen ihrer Eltern wie folgt:

| | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|
| Oenothera Lamarckiana . . . | 14 | 7 | Geerts 1907, Gates 1907, Lutz 1907. |
| Oenothera Lam. gigas . . . | 28 | 14 | Lutz 1907, Gates 1908, 1909. |
| O. Lam. var. semigigas (= O. Lam. typ. × O. Lam. gigas) | 7+14 | $\pm \frac{21}{2}$ | Geerts 1911, Stomps 1912a, Gates 1913. |
| O. Lam. var. lata . . . . . | 15 | 7,8 | Lutz 1909, 1912, Gates 1914. |
| O. Lam. var. semilata . . . | 15 | 7,8 | Gates und Thomas 1914. |
| O. Lam. lata × O. Lam. gigas | 7 od. 8+14 | $\pm \frac{21 \text{ od. } 22}{2}$ | Lutz 1912. |

Angiospermen könnte, bei Annahme von Bastardierung als Ursache der Apogamie, *Taraxacum officinale* durch eine dispermische Bastardbefruchtung entstanden sein. *T. platycarpum* und *confertum* z. B. haben 8 Chromosomen in haploiden Kernen. Triploide Kerne müßten 24 Chromosomen führen und in der Tat besitzt *T. officinale* in somatischen Zellen 20—30 Chromosomen.

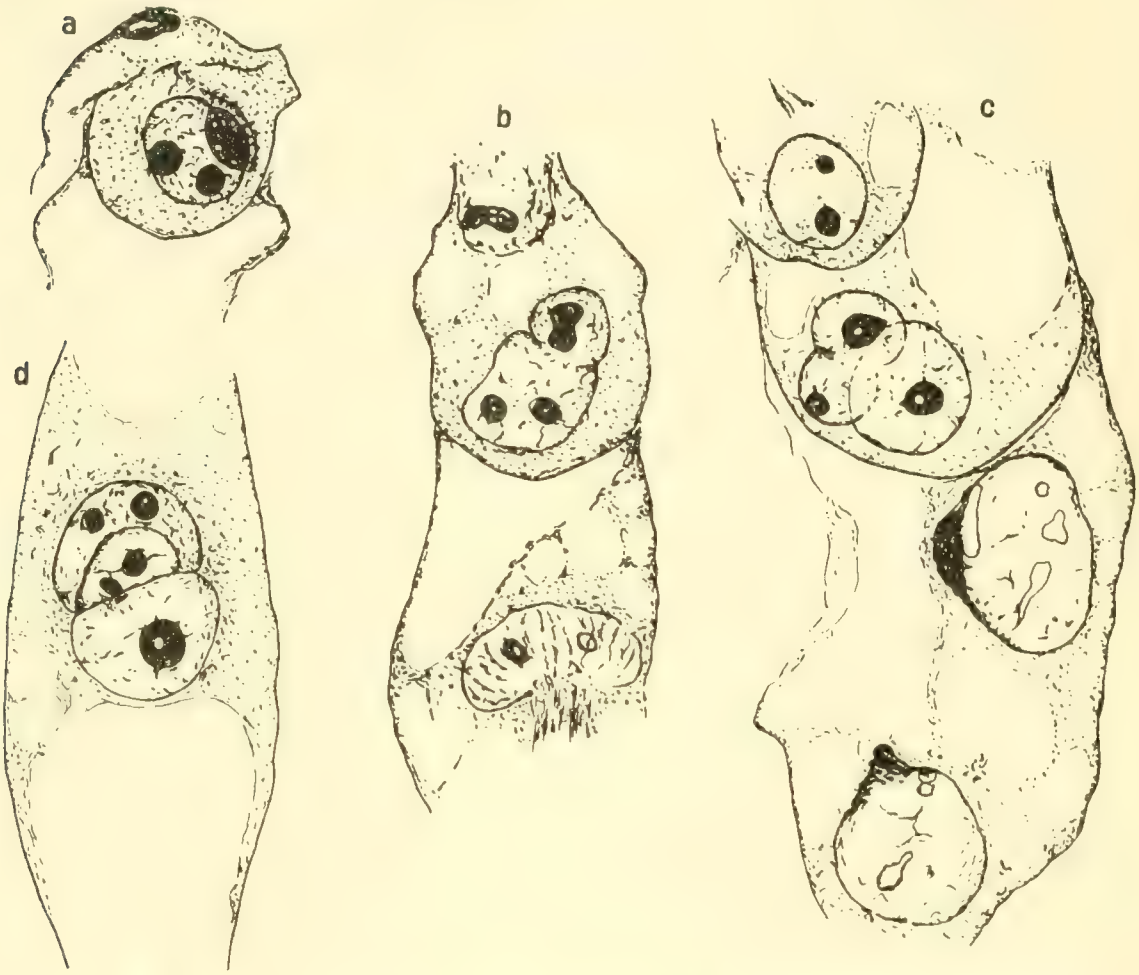



Fig. 105. Normale und dispermatische Befruchtung bei *Gagea lutea*. *a* und *b* Stadien der normalen Befruchtung; in *a* hat sich der männliche Kern eben an den Eikern angelegt, die beiden Polkerne verschmelzen mit dem zweiten männlichen Kern; in *b* Verschmelzung der beiden Sexualkerne in der Eizelle und der eine der beiden ersten Endospermkerne. *c* dispermatische Befruchtung, mit dem Eikern verschmelzen zwei männliche Kerne. In der Figur sind ferner 2 von 4 bereits entstandenen Endospermkernen sichtbar. Nach B. Nemec (1912, Fig. 2, 5 und 13).

Zu einer ditriploiden oder hexaploiden Chromosomenzahl gelangen wir unter Annahme einer dispermen Bastardierung unter gleichchromosomigen Eltern und einmaliger Verdoppelung der dem Zygotenkern anfänglich zukommenden triploiden Chromosomenzahl. Dieser Vorgang würde z. B. für *Wikstroemia* zum gleichen Ergebnis führen, wie die

von Strasburger (1910b, S. 401) angenommene Querteilung ihrer Chromosomen in drei Stücke, d. h. es würden sich „für den Sporophyt der *W. indica* 54 Chromosomen, für die Reduktionsteilung in seinen Pollenmutterzellen somit 27 Gemini ergeben, also Zahlen, die mit den beobachteten annähernd übereinstimmen".

Der Gedanke, dispermatische Befruchtung zur Erklärung der Vermehrung der Chromosomenzahl heranzuziehen, hat sich im Verlaufe meiner Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Apogamie, Bastardierung und Chromosomenzahlen zwanglos ergeben. Es sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Priorität für diese Annahme B. Nemec (1912) zukommt. Er hat beim Studium der Befruchtungsvorgänge bei *Gagea* in einem Falle (vgl. Fig. 105) die Verschmelzung zweier Spermakerne mit einem Eikern festgestellt. Im Anschluß an die Besprechung dieser Beobachtung diskutiert er eingehend die Möglichkeit, Dispermie als Ursache von triploiden und ditriploiden Chromosomenzahlen innerhalb einer Gruppe von verwandten Sippen heranzuziehen. Er ist ebenfalls der Ansicht, daß die Annahme einer Entstehung hexaploider Chromosomenzahlen durch Dispermie und nachfolgende Verschmelzung von zwei triploiden Kernen gegenüber der Strasburgerschen Erklärung, die mit dem Schwund einzelner Chromosomen und Chromosomenpaare rechnen müsse, bedeutend einfacher sei und betont, daß ihr auch der Vorteil zukomme, die Bildung normal erscheinender Gemini, wie sie z. B. bei *W. indica* auftreten, durch Paarung gleicher Chromosomen erklären zu können.

### 3. Bedeutung der Bastardierung für das Auftreten abnormaler Teilungen von Zygotenkernen, die Bildung diploider Gameten und dispermatische Befruchtung.

Der Strasburgersche Erklärungsversuch enthält keine Andeutung über die Natur des „gegebenen Grundes", welcher bei den Vorfahren der jetzigen Apogamen die Erhöhung der Chromosomenzahl durch abnormale Teilung des Zygotenkerns und vor allem die Erblichkeit der plötzlich geschaffenen neuen Chromosomenzahl hervorgerufen haben soll. Nemec dagegen verweist darauf, daß nach den bisher vorliegenden Erfahrungen Kernverschmelzungen in sonst einkernigen, vegetativen Zellen nur dann möglich seien, wenn die Zellteilung nach einer Kernteilung unterblieben sei. Dies wiederum sei in embryonalen Geweben (also auch in der befruchteten Eizelle) nur unter abnormalen Umständen der Fall, wie sie z. B. durch Chloralisierung, Chloroformierung usw. geschaffen werden. Da Mac Dougal (1911) durch Injektion verschiedener Lösungen in das Gynaeceum eine erhöhte Bildung von Mutanten verursacht habe, sei denkbar, „daß abnorme Bedingungen zuweilen nicht nur

ein Ausbleiben der Zellteilung in der befruchteten Eizelle, sondern gleichzeitig auch eine mutative Veränderung der letzteren bewirken, so daß eine neue Sippe entsteht, die gleichzeitig eine höhere Chromosomenzahl aufweist". Er hält es auch nicht für ausgeschlossen, „daß auch die dispermatische Befruchtung durch irgendwelche abnorme Umstände bedingt werden kann, welche ein aberrantes Eindringen der beiden Spermakerne in die Eizelle verursachen, wobei gleichzeitig die erwähnten Umstände auch die mutative Verände-

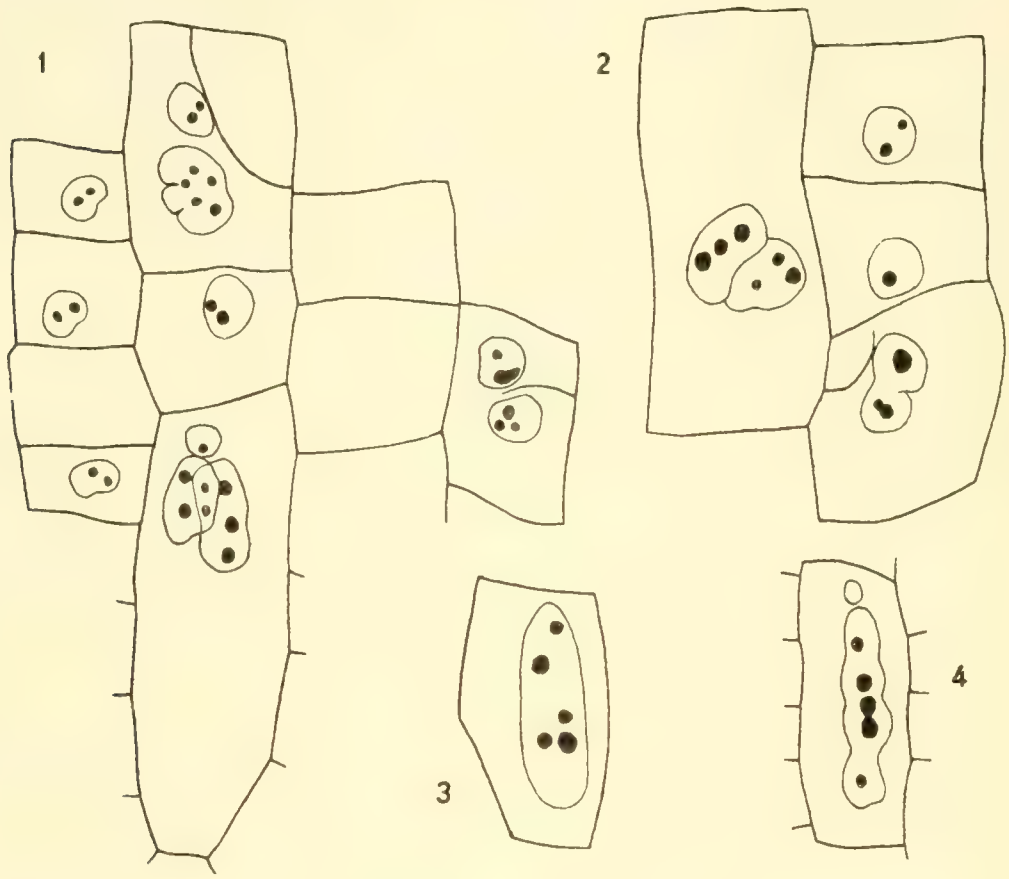



Fig. 106. Kernverschmelzungen in verschiedenen Zellen einer zweimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzelspitze von *Lilium candidum*. *1* Zellen aus dem Übergang der meristematischen zur Streckungszone, Zellen mit eingeschnürten oder amöbenförmigen, tetraploiden Kernen und tetraploide Zellen mit mehreren, teils verschieden großen Kernen. *2* Tetraploide Zellen mit 2 ungefähr gleich großen, einander anliegenden Kernen. *3* und *4* Zellen aus dem meristematischen Teil der Wurzelspitze mit tetraploiden Kernen, in *3* von ellipsoidischer Gestalt, in *4* mehrmals eingeschnürt, in beiden Fällen in der Streckungsrichtung der Zelle verlängert. Nach Nemec (1910, Fig. 12a—d).

rung des Keims bewirken. Die abnormen Bedingungen könnten sich noch auf die Zeit der ersten Teilung des triploiden Kernes erstrecken, sie könnten die Zellteilung verhindern, so daß ein ditriploider Kern entstehen kann". Nichts scheint mir nun näher zu liegen, als den Anstoß für die Abnormität der Keimkern-

bildung und -teilung gegeben zu sehen im heterogenen Charakter der zur Vereinigung kommenden Gametenkerne. Vorgänge der Bastardierung sind in der Aszendenz der fertilen tetraploiden *P. Kewensis* erwiesen, für *Primula sinensis gigas* und *Oenothera Lam. gigas* nicht ausgeschlossen und für die apogamen Pflanzen durch unsere Arbeitshypothese angenommen. Wir wissen, daß bei vielen sterilen oder fast sterilen Bastarden die Embryobildung in zahlreichen Embryosäcken beginnt, auf den verschiedensten Stadien des Verlaufes unregelmäßig wird und eingestellt werden kann. Solche Unregelmäßigkeiten des Entwicklungsverlaufes, die man sich, wie schon ausgeführt worden ist, als Folge einer gewissen Disharmonie in den vereinigten verschiedenartigen Chromosomensätzen und ihrer Entwicklungstendenzen vorstellen kann, können nun schon bei den Vorbereitungen zur ersten Teilung der Keimzelle eintreten. Ein erster Entwicklungsanstoß führt zur Teilung des Zygotenkerns, vielleicht mit verlangsamtem Verlauf. Der Kernteilung folgt wegen gestörter Kernplasmarelation keine Zellteilung, sondern wieder eine Kernvereinigung nach. Hierauf wird die Keimbildung mit verdoppelter Chromosomenzahl der Kerne durchgeführt. Es ist denkbar, daß durch die Herstellung des doppelten Chromosomensatzes einer jeden der an der Heterozygotenbildung beteiligten Arten die vegetative Entwicklung des Bastards erleichtert wird. Für diese Annahme, daß Verdoppelung der Chromosomenzahl sich für die Entwicklung eines Bastardes als vorteilhaft erweist, scheint wenigstens das Verhalten von *P. Kewensis* zu sprechen, welche mit diploider Chromosomenzahl steril bleibt, nach Verdoppelung derselben dagegen fertil geworden ist. So schafft also offenbar die Chromosomenvermehrung erleichterte Bedingungen, in den einen Fällen für Fertilität, in anderen für Apogamie von Bastarden.

Die von Strasburger und mehreren anderen Autoren begründete Annahme einer Chromosomenverdoppelung durch Längsspaltung und der Verlegung dieses Prozesses in die ersten Stadien der Keimbildung läßt sich also gut in unsere Bastardhypothese einfügen und erhält durch diese auch einen ausreichenden Grund für die postulierten Vorgänge. Immerhin sind mit unserer Hypothese auch andere Möglichkeiten der Entstehung von Polyploidie sehr wohl vereinbar[1]).

[1]) Eine auffallende Steigerung der Chromosomenzahlen ist nach den neueren Mitteilungen von Tahara (1915b) und Ishikawa (1916) innerhalb der Gattung *Chrysanthemum* erfolgt. Von ihren Arten weisen *Ch. japonicum, myconis, lineare, segetum, lavandulaefolium, roseum, nipponicum, coronarium* und *carinatum* bei den Teilungen der Pollenmutterzellen 9 Gemini, also haploid 9 und diploid 18 Chromosomen auf. Dagegen haben *Ch. indicum* und *Leucanthemum* haploid 18 Chromo-

Tetraploide Formen können, wie das Beispiel der *P. Kewensis* zeigt, auch aus solchen Kreuzungen hervorgehen, die zunächst diploide Bastarde mit verschiedener Fertilität ergeben. Bei der Sporen- und Gametenbildung dieser Bastarde ist neben allen anderen Unregelmäßigkeiten, die bei Artbastarden festgestellt worden sind, auch gelegentliche Ausbildung von diploidkernigen Sporen und Gameten denkbar. Das würde bei Selbstbestäubung zur Bildung einer triploiden (Vereinigung einer haploiden mit einer diploiden Gamete) oder einer tetraploiden (Vereinigung von zwei diploiden Gameten) $F_2$-Generation führen können. Die Bildung diploider Gameten selbst ist denkbar durch Ausbleiben der Reduktionsteilung. Ihre Entstehung könnte indessen während der ersten Vorbereitungen zur Reduktionsteilung auch durch eine frühzeitige Spaltung sämtlicher Chromosomen und Bildung von Gemini aus Chromosomenlängshälften eingeleitet werden. Ein solcher Vorgang würde im weiteren Verlauf einer scheinbar „normalen Tetradenteilung" die qualitative Reduktion ausschalten und damit die Möglichkeit zur Bildung konstanter, tetraploider Bastarde schaffen, wie sie in *Primula Kewensis* und *P. sinensis gigas* auch wirklich vorzuliegen scheinen. Bei anderen Bastarden mit verdoppelter Chromosomenzahl könnte in den Sporenmutterzellen die Reduktion der Chromosomenzahl ausbleiben. Es würde dann die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgeneration (nach Anmerkung 1, S. 321 bei *Houttuynia cordata* auch der männlichen) mit der verdoppelten Chromosomenzahl des Sporophyten, also der tetraploiden Zahl, durchgeführt und zugleich mit dem Übergange zur Apogamie verknüpft sein.

Eine Auffassung von der Entstehung der *Gigas*-Formen, die meiner Bastardhypothese sehr nahe kommt, ist, wie ich erst nachträglich ersehen habe, schon 1914 von Federley vertreten worden. Bei Untersuchungen über die Spermatogenese einiger *Pygaera*-Arten

somen, *Ch. hakusanense* und *morifolium* haploid 27 Chromosomen, *Ch. Decaisneanum* haploid 36 Chromosomen, *Ch. arcticum* und *marginatum* haploid 45 Chromosomen. Für die meisten dieser Arten ist erst die Anzahl der Gemini bei der Teilung der Pollenmutterzellen festgestellt worden. Für andere weist Tahara darauf hin, daß auch die Chromosomengrößen verschieden sind und zwar derart, daß „generally speaking, the size of the chromosomes is inversely proportional to the number of the chromosomes". Da indessen auch unter den Arten mit der Chromosomenzahl 9 nicht alle dieselbe Chromosomengröße aufweisen, sind auf Grund der bisherigen Angaben weitgehende Schlüsse auf Entstehungsmodus und Ursache dieser auffallenden Chromosomensteigerung noch nicht möglich. Ausbleiben der Reduktionsteilung, Chromosomenverdopplung bei der Bildung der Gameten oder bei der Teilung von befruchteten Eizellen, Bastardierung und Dispermie könnten auch hier sehr wohl zur Entstehung der Vielfache von neun betragenden höheren Chromosomenzahlen geführt haben.

und ihrer Bastarde hatte er (1913) festgestellt, daß die artfremden Chromosomen bei der Samenbildung der Mischlinge nicht miteinander konjugieren, sondern sich selbständig, jedes für sich, in die erste Reduktionsteilungsfigur einstellen und sich äquationell teilen. Die Äquatorialplatten der Spermatocyten erster Ordnung zeigen also eine Chromosomenzahl, die der Summe der haploiden Chromosomenzahlen der beiden Eltern entspricht. Auch die zweite Reifungsteilung ist äquationell, und die Spermatozoen der $F_1$-Individuen erhalten demzufolge je eine vollständige haploide Chromosomengarnitur der beiden Bastardeltern. Es erscheint Federley sehr wahrscheinlich, daß in *Oenothera Lam. gigas* ein den *Pygaera*-Bastarden analoger Fall vorliegt. Er vermutet, „daß *gigas* das Produkt einer Kreuzung zweier Lamarckiana-Biotypen ist, die sich schon in ihrer Entwicklung so weit voneinander entfernt haben, daß ihre Chromosomen überhaupt nicht mehr, oder nur vereinzelte derselben, miteinander konjugieren. Demzufolge bildet also dieser Bastard Gameten, die entweder die verdoppelte oder annähernd verdoppelte, d. h. diploide Chromosomenzahl enthalten, und bei der Selbstbefruchtung einer solchen Pflanze entstehen also tetraploide Individuen oder solche, die fast die tetraploide Chromosomenzahl aufweisen“ [1]). Als weitere Analoga zu seinen *Pygaera*-Bastarden nennt Federley (1914, S. 5) auch „die von Farmer und Digby erzielten, zum Teil fruchtbaren *Polypodium*- und *Primula*-Bastarde, die entweder annähernd oder genau die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern besitzen“. Ihre Bedeutung sieht er, ähnlich wie in diesem Kapitel an verschiedenen Stellen angedeutet worden ist, unter anderem darin, „daß eine durch Hybridisation erzielte Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht ausnahmslos Sterilität zur Folge zu haben braucht“.

Nicht nur die Tetraploidie, sondern auch die zuerst von Nemec zur Erklärung triploider und ditriploider Chromosomenzahlen herangezogene Dispermie findet in der Annahme der Hybridation die von ihm postulierten „abnormen Bedingungen“. Ist auch zurzeit über Di- und Polyspermie im Pflanzenreich experi-

[1]) Für diese Annahme scheint ihm erstens die Tatsache zu sprechen, daß von *gigas* nicht nur Formen mit $28 = 2 \times 14$ Chromosomen, sondern auch solche mit 21 oder 25—26 vorkommen. Unter der Voraussetzung einer Konjugation einzelner, resp. von 7, 3 oder 2 Chromosomenpaaren fände deren Entstehung eine seinen Befunden bei den *Pygaera*-Bastarden entsprechende Erklärung. Zweitens glaubt er für seine Ansicht auch die schon erwähnten Umstände anschließen zu dürfen, daß die Pollenkörner und Samen von *gigas* meistens sehr schlecht entwickelt und demzufolge steril sind. Auch das könnte als Parallelerscheinung zu den Verhältnissen bei den *Pygaera*-Bastarden aufgefaßt und der mangelnden Affinität zwischen den Chromosomen und den hierdurch hervorgerufenen Störungen bei den Reifungsteilungen zugeschrieben werden.

mentell noch so gut wie nichts untersucht, so wissen wir doch aus den zahlreichen Ergebnissen der zoologischen Forschung über Polyspermie, daß diese durch artfremde Bastardierung wesentlich erleichtert wird. Bei vielen zoologischen Untersuchungsobjekten findet zwar nach di- oder polyspermatischer Befruchtung eine nachträgliche Regulation der Chromosomenzahlen durch Ausscheidung ganzer Kerne oder von Chromosomengruppen statt. Als Arbeitshypothese für Untersuchungen an Pflanzen ist aber die Möglichkeit zu berücksichtigen, daß die mit zwei Spermatozoiden in den Zygotenkern gelangenden Chromosomensätze in den entstehenden Embryonen auch erhalten bleiben können. Für die von Nemec in Aussicht genommenen experimentellen Untersuchungen zur Erzeugung triploider Formen durch Dispermie wäre also, neben den in der zoologischen Technik üblichen Methoden (vgl. Hertwig, 1912, S. 315), vor allem auch artfremde Befruchtung als erleichterndes und auslösendes Moment in Betracht zu ziehen. Daß sie gerade bei *Gagea* zum Ziele führen könnte, scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß natürliche Bastardierung zwischen *Gagea*-Arten verhältnismäßig häufig ist. So werden z. B. von Ascherson und Gräbner (III, 1905—1907, S. 86) Bastarde, zwar nicht der von Nemec untersuchten *Gagea lutea*, dagegen zwischen *G. minima*, *fistulosa*, *arvensis* und *pusilla* angegeben. Auf ein positives Resultat solcher Untersuchungen mit *Gagea* oder anderen dazu besonders geeigneten Pflanzen würde allerdings wohl erst bei Ausführung hunderter von Kreuzungen und Heranzucht der aus den Samen erhaltenen Bastarde gerechnet werden können. Die experimentelle Erzeugung von triploiden und ditriploiden Rassen durch experimentelle Dispermie wie diejenige triploider und ditriploider Bastarde dürfte zum mindesten denselben Schwierigkeiten begegnen und eine ebenso umfassende Versuchsanstellung notwendig machen, wie diejenige der *gigas*- und *semigigas*-Formen der Oenotheren nach den Berechnungen von de Vries und Stomps.

### 4. Bastardierung zwischen gleich- und verschiedenchromosomigen Eltern und ihre Bedeutung für die Entstehung der Apogamen.

Die wichtigsten der bis jetzt vorliegenden Angaben über die Chromosomenzahlen von apogamen Angiospermen lassen sich völlig mit Befunden an natürlichen und künstlich erzeugten Bastarden in Parallele setzen. Die bis jetzt zur Erklärung der hohen Chromosomenzahlen von Apogamen und Bastarden angenommenen Vorgänge der Chromosomenspaltung und Kernverschmelzung in der Keimzelle, ebenso die Annahme von Dispermie als Ursache der Entstehung triploider und ditriploider Chromosomenzahlen, vielleicht

auch einzelne Fälle der Entstehung „mutierter“ diploid gewordener Gameten, erhalten in der Annahme von Bastardierung eine gemeinsame auslösende Ursache.

Sämtliche bisher auf ihre Chromosomenzahlen genauer untersuchten Fälle von Apogamie könnten durch Bastardierung zwischen Eltern mit gleicher Chromosomenzahl entstanden sein. Dies ist einigermaßen überraschend. Man hätte erwarten können, daß gerade Bastardierungen zwischen verschiedenchromosomigen Eltern zu eigenartigen Variationen der Fortpflanzungserscheinungen führen würden und die Frage, „ob nicht etwa Apogamie unmittelbar in den Gonotokonten eines Bastards ausgelöst werden könnte, wenn Arten ungleicher Chromosomenzahl sich zu seiner Entstehung vereinigten“, ist auch wirklich, und zwar von niemand anderem als Strasburger selbst (1910b, S. 426) gestellt worden. Für einen solchen Ursprung könnten nach seiner Ansicht die von Rosenberg festgestellten Ähnlichkeiten in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen von *Hieracium excellens* und apogamer Rosen mit denjenigen des Bastardes *Drosera longifolia* × *rotundifolia* sprechen. Die Ähnlichkeiten im Verlauf der Pollenbildung der von Rosenberg (1909b, S. 155) untersuchten apogamen Rosen, *R. canina persalicifolia* und *R. glauca Afzeliana*, mit dem genannten *Drosera*-Bastard sind auch wirklich sehr auffallend. Bei beiden Rosen zeigen sich die ersten Unregelmäßigkeiten ebenfalls schon im frühen Diakinesestadium. Die Chromosomen treten in zwei Formen hervor, als einfache stäbchenförmige Chromosomen und zu Doppelelementen vereinigte; es findet also, wie beim *Drosera*-Bastard, eine Scheidung in Doppel- und Einzelchromosomen statt. Die Zahl der ersteren beträgt nach den Ergebnissen der Zählung in ca. 30 Kernen des Diakinesestadiums 19—22, diejenige der Doppelchromosomen gewöhnlich 7, vereinzelt auch nur 6. Später wird die heterotypische Teilung derart durchgeführt, daß, wiederum in Übereinstimmung mit dem *Drosera*-Bastard, die Chromosomen der Doppelchromosomen und je einige der Einzelchromosomen an die beiden Pole gelangen und in die Bildung der beiden Tochterkerne einbezogen werden. Andere Einzelchromosomen bleiben im Äquator zurück und bilden kleine Sonderkerne, oft in beträchtlicher Anzahl. Die Chromosomenzahl der Tochterkerne wird dadurch sehr ungleich, ist aber in der Regel doch größer als die Anzahl der Doppelchromosomen.

Rosenberg hat das Auftreten bivalenter und univalenter Chromosomen nicht nur bei den beiden genannten Rosen, sondern auch bei *Hieracium excellens* beobachtet und zunächst die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges dieser Formen ebenfalls ins Auge gefaßt, indem er (1907, S. 153) schreibt: „In the beginning J found reasons which caused me to suppose that a hybrid form, two parents with a dif-

ferent number of chromosomes, had to be reckoned with, but later J observed that my attention had to be given to a sort of division which could be regarded as an intermediate stage between reduction division and vegetative division". Er nimmt an, daß die univalenten Chromosomen, die im ersten Teilungsschritt ungeteilt dem einen oder anderen Pol zugeführt werden und sich erst im zweiten Teilungsschritt der Länge nach spalten, in der weiteren Entwicklung der Apogamie diese Längsspaltung schon in der ersten Teilung ausführen könnten und „dadurch den Übergang zu dem somatischen Teilungsmodus in der Embryosackmutterzelle bilden". Er verläßt damit den Gedanken, daß die teilweise Chromosomenpaarung in den Diakinesen des *Drosera*-Bastardes und der apogamen Rosen und Hieracien auf derselben Ursache, vorausgegangener Bastardierung zwischen Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl, beruhen könnte, zugunsten des anderen, daß das Vorkommen bivalenter und univalenter Chromosomen in den Kernen von Pollenmutterzellen als Übergangsstadium von eigentlicher heterotypischer zu somatischer Teilung mit verdoppelter Chromosomenzahl zu denken sei. Strasburger schloß sich dieser Ansicht an, nicht zum wenigsten auch deshalb, weil Gates ähnliche Erscheinungen auch in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen der tetraploiden *Oenothera Lam. gigas* beobachtet hat und er kommt (1910b, S. 426) zum Schlusse, daß bis jetzt „sexuelle Vereinigung von Arten mit ungleicher Chromosomenzahl, falls sie zu starke Störungen der sexuellen Reproduktion mit sich brachten, zu Sterilität, in keinem ihm bekannten Falle aber zu Ooapogamie geführt hätte". Mir scheint die Möglichkeit nicht völlig ausgeschlossen zu sein, daß einzelne apogame Rosen und Hieracien doch aus Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Eltern hervorgegangen sind. Notwendig ist allerdings diese Annahme nicht. Die Chromosomenzahlen dieser Formen könnten, wie wir gesehen haben, auch durch Verdoppelung im Anschluß an eine Kreuzung, durch Vereinigung diploider Gameten und Kreuzung in Verbindung mit Dispermie entstanden sein. Es wird von den Ergebnissen weiterer Studien über die Chromosomenzahlen in diesen Verwandtschaftskreisen abhängen, ob der Annahme von Kreuzungen zwischen gleich- oder verschiedenchromosomigen Eltern größere innere Wahrscheinlichkeit gebührt. Vorderhand erscheint die Kreuzung zwischen gleichchromosomigen Arten plausibler, denn weder vor noch seit 1910 ist ein Fall von Apogamie bekannt geworden, zu dessen Erklärung Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Eltern angenommen werden müßte. Bei der auch von Tischler (1915, S. 207) betonten Seltenheit der Bastardierung von Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen muß es dahingestellt bleiben, ob künftige Kreu-

zungen zwischen verschiedenchromosomigen Eltern uns neben sterilen Bastarden auch einmal einen apogamen Bastard derselben Abstammung bescheren werden.

## D. Zusammenfassung und Thesen[1]).

1. Apogamie ist durchaus nicht immer mit einer Vermehrung der Chromosomenzahl verbunden. Andererseits ist Erhöhung der Chromosomenzahl auch in nicht apogamen Verwandtschaftskreisen, u. a. bei Mutationen und im Anschluß an Bastardierung sicher festgestellt worden.

2. Ungefähr die Hälfte der bis jetzt bekannten apogamen Angiospermen legt ihren ganzen Entwicklungsgang (Sporophyt + weiblicher Gametophyt) mit der dem Sporophyten der nächstverwandten befruchtungsbedürftigen Arten zukommenden diploiden Chromosomenzahl zurück. Die Änderung in der Chromosomenzahl betrifft also ausschließlich die weibliche Gametophytengeneration und ist bedingt durch den Ausfall der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen.

3. Eine weitere Hauptgruppe apogamer Angiospermen ist im Verhältnis zum Gametophyten der nächstverwandten befruchtungsbedürftigen Arten tetraploid. Einige wenige Apogame sind oktoploid, triploid oder ditriploid.

4 Die Chromosomenzahlen von Bastarden verhalten sich zu denjenigen ihrer Eltern in demselben Sinne und Grade verschieden wie diejenigen der Apogamen zu ihren sexuellen Verwandten.

Bei den meisten der bis jetzt cytologisch untersuchten Angiospermen-Artbastarde weist die aus der Heterozygote hervorgehende Diploidphase in ihren Kernen die Summe der Chromosomenzahlen der beiden vereinigten Gameten auf, sowohl wenn diese verschiedenchromosomig, wie wenn sie gleichchromosomig sind.

5. Einige experimentell erzeugte Bastarde zwischen gleichchromosomigen Eltern führen nicht die diploide Chromosomenzahl, die infolge der Vereinigung zweier haploidkerniger Gameten zu erwarten wäre. Ihre Chromosomenzahl ist tetraploid, entspricht also der Summe der Diploidzahlen der Eltern. Tetraploide Bastarde sind bis jetzt in der Gattung *Primula* gefunden worden. Denselben schliessen sich in mehrfacher Hinsicht die ebenfalls tetraploiden *Gigas*-Formen von Oenothera an.

6. Eine einmalige Verdoppelung der Chromosomenzahl kann bei der Entstehung apogamer Sippen aus befruchtungsbedürftigen Stammformen ebenso plötzlich und in ähnlicher Weise wie bei den

[1]) Zusammenfassung und Thesen zu den Kapiteln 7D, 8 und 9 sind als vorläufige Mitteilung in der Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Gesellschaft in Zürich, **62,** 1917, S. 336—348 erschienen.

tetraploiden *Primula*-Bastarden und den *Oenothera*-Mutationen eingetreten sein. Werden, wie es bis jetzt vielfach geschehen ist, zwischen Apogamie und tetraploider Chromosomenzahl kausale Beziehungen angenommen, so müssen ganz ähnliche Beziehungen auch zwischen Chromosomen-Verdoppelung und Bastardierung, sowie zwischen Chromosomen-Verdoppelung und Mutation existieren.

7. Die Erhöhung der Chromosomenzahl ist nicht Ursache, sondern Begleiterscheinung von Apogamie, Mutation und Bastardierung. Bei Apogamie, Mutation und Bastardierung lösen dieselbe oder ähnliche Ursachen dieselbe Folgeerscheinung aus.

8. Über Zeitpunkt und Mechanik der Chromosomenverdoppelung bei tetraploiden Apogamen und experimentell erzeugten tetraploiden Bastarden sind unabhängig voneinander ungefähr dieselben Hypothesen entwickelt worden:

a) Tetraploidie entsteht nach einer Befruchtung durch mitotische Teilung und Wiedervereinigung der Tochterkerne oder überzählige Längsspaltung in den Prophasen des Zygotenkerns von Keimzellen.

b) Tetraploidie entsteht durch Vereinigung diploid gewordener Gameten im Befruchtungsakt.

9. Unvollendete Kernteilungen, die nach vollzogener Trennung der Tochterchromosomen in der Anaphase rückläufig werden, ebenso Wiedervereinigung der schon getrennten beiden ersten Kerne einer Keimanlage, Vorgänge, die beide zu einer Chromosomenverdoppelung im Keimkern führen können, sind am besten denkbar als direkte Folge der Bastardierung. Sie sind erste Glieder in der langen Reihe von Anomalien, welche die Entwicklung von Embryonen und Samen nach Artkreuzung auszeichnen.

10. Tetraploidie infolge Vereinigung diploider Gameten ist nur innerhalb solcher Verwandtschaftskreise zu erwarten, deren Vertreter, ähnlich den Stammformen der tetraploiden Mutationen, durch partielle Sterilität oder andere Störungen in der Geschlechtssphäre ausgezeichnet sind, die auch ein gelegentliches Ausbleiben der Reduktionsteilung bei der Teilung von Pollen- und Embryosackmutterzellen und damit die Erzeugung vereinzelter diploidkerniger Pollenkörner und Embryosäcke möglich machen.

11. Die zwischen dem vier- und achtfachen der Ausgangszahl ihrer Gattung liegenden Chromosomenzahlen einiger Apogamen finden durch Annahme von Bastardierung mit Dispermie und nachfolgender Chromosomen-Verdoppelung die einfachste Erklärung. Kreuzung zwischen verschiedenen, gleichchromosomigen Arten führt bei Dispermie zur Bildung von triploidkernigen Bastarden und bei Annahme einer in der Keimzelle nachfolgenden Chromosomen-Verdoppelung zur Bildung von ditriploiden Formen.

12. Die (zur Erklärung der hohen Chromosomenzahlen bei Apogamen und Bastarden angenommenen) Vorgänge der Chromosomenspaltung und Kernverschmelzung in der Keimzelle, ebenso die Annahme von Dispermie als Ursache der Entstehung triploider und ditriploider Chromosomenzahlen, vielleicht auch einzelne Fälle der Entstehung „mutierter" diploid gewordener Gameten haben in der durch artfremde Bastardierung erzeugten Disharmonie der vereinigten Kernsubstanzen und ihrer Entwicklungstendenzen, sowie den dadurch hervorgerufenen Störungen der Kernplasmarelation in der Keimzelle eine gemeinsame, auslösende Ursache.

13. Alle bis jetzt bekannten Fälle von Apogamie bei Angiospermen können vom Standpunkte der Bastardhypothese aus als Bastarde zwischen Eltern mit gleicher Chromosomenzahl aufgefaßt werden. Kreuzungen zwischen Arten mit ungleicher Chromosomenzahl haben bis jetzt immer nur zur Bildung steriler Bastarde geführt, doch ist nicht ausgeschlossen, daß bei sonstiger Eignung einzelner, ungleichchromosomiger Arten zur Kreuzung auch fertile und apogame Bastarde dieser Abstammung entstehen könnten.

Zehntes Kapitel.

# Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie: Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung.

Ergebnisse von Untersuchungen an *Ch. crinita* haben zur Hypothese vom hybriden Ursprung ihrer apogamen Sippen geführt. Hierauf ist geprüft worden, ob die Möglichkeit eines ähnlichen Ursprunges auch für apogame Pflanzen aus anderen Stämmen vorhanden ist und ob Untersuchungsresultate an solchen Pflanzen sich unter Annahme dieses Ursprunges besser als bis jetzt erklären lassen.

Die apogame *Ch. crinita* ist, sofern ihr wirklich Bastardcharakter zukommt, dem einen Elter, nämlich der haploiden *Ch. crinita*, sehr ähnlich. In den letzten Kapiteln ist an verschiedenen Stellen die Vermutung ausgesprochen und begründet worden, daß auch die apogamen Formen unter den Pteridophyten und Angiospermen trotz hybriden Ursprungs sich in ihrer Gestalt dem einen oder anderen Elter auffallend anschließen könnten. Es ist also zu prüfen, ob in den bisherigen Ergebnissen der Bastard- und Vererbungslehre Tatsachen vorliegen, welche für eine solche Möglichkeit sprechen.

Soweit bis jetzt bekannt ist, verhalten sich die Artbastarde hinsichtlich ihrer Ähnlichkeit mit den Eltern außerordentlich verschieden[1]). Je nach der Anzahl der von den beiden Eltern im Bastard sichtbar werdenden dominanten Merk-

[1]) Als wichtigste Folgerung aus der vorhandenen Literatur über Artbastarde schien sich für de Vries (1903, II. S. 20) zu ergeben, „daß die sichtbaren Eigenschaften der Bastarde zwar in der Regel zwischen jenen der Eltern liegen, daß sie aber auf der Linie, welche diese beiden Extreme verbindet, jede beliebige Lage einnehmen können". Nach den äußerlich sichtbaren Eigenschaften unterscheidet er drei Hauptgruppen:

1. Die intermediären Bastarde, welche die Mitte zwischen beiden Eltern halten.
2. Die goneoklinen Bastarde, welche mehr zu dem einen oder dem anderen der Eltern hinneigen.
3. Die einseitigen Bastarde, welche den Typus eines der beiden Eltern mit Ausschluß des entgegengesetzten führen.

male ist derselbe mehr oder weniger „intermediär“[1]) oder nähert sich mehr dem einen Elter, bald dem Vater, bald der Mutter. Gewissermaßen als Grenzfälle dieser Kombination der elterlichen Eigenschaften sind Bastarde denkbar, welche trotz ihres heterozygotischen Charakters im Aussehen gänzlich mit der einen der beiden elterlichen Pflanzen übereinstimmen. Die dominanten Merkmale des einen Elters bestimmen die ganze Formentwicklung der $F_1$-Bastardgeneration, während die an den anderen Gametenkern gebundenen Eigenschaften völlig latent bleiben. Wenn sich solche Bastarde vegetativ stärker entwickeln als die morphologisch ähnliche Elternart, sich durch vegetative Vermehrung oder apogam fortpflanzen, so könnten sie, wie schon für *Ch. crinita*, *Antennaria* usw. auseinandergesetzt worden ist, die morphologisch ähnliche aber geschlechtliche Stammform nach und nach verdrängen. Die ursprüngliche geschlechtliche Art wird durch den habituell ähnlichen apogamen Bastard als „Art“ substituiert. Schon vor dem völligen Aussterben würde eine noch vorhandene Minderheit geschlechtlich gebliebener mütterlicher Pflanzen zwischen den immer zahlreicher werdenden Individuen der apogamen Form leicht unbeachtet bleiben. Der ganze Verlauf des Ersatzes der geschlechtlichen durch die apogame Form kann einen allmählichen Übergang einer Population von der normalen geschlechtlichen Fortpflanzung zur Apogamie vortäuschen. Es fragt sich nur, ob für solche Annahmen in den bisherigen Befunden der Bastard- und Vererbungslehre Anhaltspunkte vorhanden sind. Das scheint mir nun in recht ausgedehntem Maße der Fall zu sein.

Über Bastarde mit einseitiger Vererbung liegt schon eine reiche Literatur vor. Es hat sich in derselben ergeben, daß sowohl eine einseitig mütterliche, wie eine einseitig väterliche Vererbung möglich ist. Bastarde mit rein mütterlichen Eigenschaften bezeichnet man als metromorph, solche mit ausschließ-

[1]) Zahlreiche natürliche Artbastarde sind deswegen verhältnismäßig leicht aufzufinden und ohne Experiment als Mischlinge zwischen bestimmten Arten erkennbar, weil ihnen in ihrem gesamten Habitus der Charakter „intermediärer“ Formen zukommt. Die genauere Analyse solcher Bastarde hat allerdings ergeben, daß ihr intermediärer Habitus nur zum Teil dadurch zustande kommt, daß die einander entsprechenden Anlagen erblicher Merkmale eine Kompromißbildung eingehen. Er ist in der Hauptsache vielmehr darauf zurückzuführen, daß von den korrespondierenden Erbanlagen nach bestimmten Regeln je nur die eine (dominante) zur Entfaltung kommt, während die andere (rezessive) unentwickelt bleibt. Da die dominanten Merkmale der Bastarde zum Teil von dem väterlichen, zum Teil von dem mütterlichen Elter herstammen, beruht der intermediäre Habitus in der Hauptsache auf einer Mosaikbildung, zu der die beiden Eltern in ihren dominanten Merkmalen mehr oder weniger gleichmäßig Bausteinchen geliefert haben. Für die meisten Bastarde zwischen distinkten Arten gilt dies allerdings in der Hauptsache nur für die aus dem Bastardierungsakt direkt hervorgehende $F_1$-Generation.

lich väterlichen Eigenschaften als patromorph. Die in der modernen Vererbungslehre übliche exakte Analyse der Nachkommenschaft hat allerdings ergeben, daß es sich auch in diesen Fällen in der Regel nicht um Bastarde handeln kann, die mit den Eltern völlig identisch sind, sondern sich denselben nur sehr stark annähern, die also metroklin oder patroklin sind.

### 1. Einseitige und „falsche" Bastarde im Pflanzenreich.

Angaben über die Möglichkeit einseitiger Vererbung bei Bastarden sind schon in der älteren Bastardforschung vorhanden. Doch hat noch Gärtner (1849, S. 257) den Satz ausgesprochen: „Wir kennen kein Beispiel, wo der Typus von einem der Stammeltern ganz unverändert in den Bastard übergegangen wäre." Bis in die 90er Jahre des letzten Jahrhunderts ist diese Ansicht von der Mehrzahl der Forscher, die sich mit Bastardierung beschäftigten, geteilt worden. Dagegen erwähnt schon Focke (1881, S. 525), daß in verschiedenen Fällen Versuche, Bastarde zu erzielen, zur Erzeugung von Pflanzen geführt hätten, welche ihrer Mutterpflanze glichen, aber zum Teil in ihrer sexuellen Potenz auffallend geschwächt erschienen. Er vermutete, daß in diesen Fällen der fremde Blütenstaub keine wirkliche Befruchtung vollziehe, sondern nur die Anregung zur Ausbildung der äußeren Fruchtteile gegeben habe, die Samen dieser Früchte dagegen weder durch Kreuzung noch sonst durch geschlechtliche Zeugung, sondern parthenogenetisch entstanden seien.

Den sicheren Nachweis für das Vorkommen von Bastardbildung mit einseitiger Vererbung mütterlicher oder väterlicher Eigenschaften und der späteren Konstanz solcher Bastarde verdanken wir Millardet (1894). Die von ihm in den Jahren 1884—1893 ausgeführten Kreuzungen zwischen Kulturformen verschiedener Erdbeerarten[1]) ergaben, daß im allgemeinen Kreuzungen zwischen amerikanischen Arten (*Fragaria chiloensis Duch.*, *F. virginiana Ehrh.*) unter sich mehr oder weniger intermediäre Bastarde liefern, welche bei Kombination der wichtigsten Eigenschaften der beiden Eltern sehr häufig doch dem einen derselben näher stehen als dem anderen. Bei Kreuzungen zwischen Kulturformen der einheimischen *Fragaria vesca L.* und *F. elatior Ehrh.* unter sich und mit Kulturformen der genannten amerikanischen Arten dagegen erhielt er neben mehr oder weniger intermediären Bastarden in $^9/_{10}$ der Fälle Bastardpflanzen, die dermaßen der einen oder anderen Elterform ähnlich waren, daß sie von dieser nicht oder erst nach langem Studium unterschieden

[1]) Über die Geschichte der Erdbeervarietäten und -sorten sowie die Ergebnisse der älteren Kreuzungsversuche vgl. auch Darwin (1868, I. S. 444—49).

werden konnten. Unter diesen einseitigen Bastarden wogen die metromorphen, mit rein mütterlichen Merkmalen, vor. Von den in Millardets Publikation erwähnten Kreuzungen lieferten 14 ausschließlich metromorphe Bastarde. Nur in 6 Kreuzungen erhielt er, und auch hier nur in vereinzelten Exemplaren, patromorphe Formen[1]). Die einen wie die anderen dieser Bastarde zeigten kräftige Entwicklung, normale Fruchtbarkeit, und erwiesen sich merkwürdigerweise als samenbeständig, d. h. in ihrer Nachkommenschaft konstant.

Durch diese Versuche Millardets war der Nachweis erbracht, daß, entgegen der früheren Annahme, Bastardierung nicht immer eine Mischung der spezifischen Merkmale der beiden Eltern zur Folge hat, sondern auch zur Entstehung von Bastarden führen kann, welche vollständig den spezifischen Typus des einen Elters wiederholen. Wie Millardet bemerkt, ist die Übereinstimmung der Bastarde mit dem einen Elter keine absolute, indem er (1894, S. 360) schreibt: „Je dois dire toutefois que si l'hybridation n'exerce aucune action essentielle sur la reproduction du type maternel, elle laisse cependant quelquefois, dans la physiognomie des hybrides, quelques traces de son action. Il n'est guère possible de constater ces dernières sans une comparaison des plus attentives de la mère avec les hybrides. On voit alors assez fréquemment, surtout dans les hybrides où le type elatior a joué le rôle de mère, des modifications légères dans la teinte des feuilles, dans le port de la plante, dans sa vigueur etc."

Es liegen also auch hier nicht metromorphe und patromorphe, sondern metrokline und patrokline Bastarde vor. Immerhin fehlt diesen Bastarden das bis dahin als ausschlaggebend betrachtete Moment der Bastardierung, die mehr oder weniger vollständige Vereinigung der Charaktere der beiden Eltern. Millardet schlägt deshalb für den von ihm entdeckten neuen Typus von Hybriden,

[1]) So lieferten z. B. die Kreuzungen *F. elatior Ehrh.* (Black-Hautbois $\times$ *F. virginiana Ehrh.* (Globe) unter 15 Nachkommen 14 metrokline und 1 patroklinen Bastard; *F. vesca L.* (Fraisier des quatre saisons, blanc) $\times$ *F. chiloensis Duch.* unter 4 Nachkommen einen bis auf die Farbe der Früchte metroklinen und 3 typische dem Vater gleichende patromorphe Bastarde. Bei der Kreuzung von *F. vesca L.* (Fraisier des Alpes) $\times$ *F. virginiana Ehrh.* (Ananas) waren von 24 Bastarden deren 23 metroklin, 1 patroklin.

Über das Zustandekommen dieser und anderer *Fragaria*-Kreuzungen mit ähnlichen Resultaten gibt Millardet (l. c. S. 361) interessanten und für weitere Untersuchungen wichtigen Aufschluß. Sie gelingen im allgemeinen ziemlich schwer, von 4—6 kastrierten und befruchteten Blüten haben in seinen Versuchen in der Regel nur 1—3 Früchte produziert, an welchen zudem die Achaenen selten waren. Ziemlich häufig vertrockneten die bestäubten Blüten ohne Fruchtbildung und eine ganze Anzahl der versuchten Kreuzungen blieben selbst bei mehrfacher Wiederholung völlig resultatlos.

zur Unterscheidung von den Hybriden im bisherigen Sinne, den „hybrides normaux", die Bezeichnung „hybrides sans croisement" oder „faux hybrides" vor. Die Operation, der sie den Ursprung verdanken, nannte er „fausse hybridation" oder „pseudohybridation".

Ist der positive Nachweis des Vorkommens solcher „faux hybrides" erst durch Millardet erbracht worden, so lagen, wie er selbst ausführt, in der älteren Literatur bereits Angaben dafür vor, daß ähnliche Kreuzungsresultate schon von anderen Forschern erhalten worden sind. Er verweist darauf, daß z. B. Gärtner (1849, S. 128 u. a.) als Ergebnis einiger Kreuzungen völlig der Mutter gleichende Bastarde erhalten habe, ihre Bastardnatur aber nicht zu behaupten wagte, sondern ihre Entstehung Unregelmäßigkeiten in der Kastration oder in der Isolierung der Pflanze, also der Möglichkeit einer Afterbefruchtung zuschrieb. Focke hat 1881 aus der Literatur ähnliche Angaben für Bastardierungen in den Gattungen *Hymenocallis*, *Lilium* und *Bilbergia* angeführt. Auch die sog. Hybriden von *Clivia miniata (Hook.) Benth. (Himantophyllum)*, welche sich gegenüber der Stammart durch beträchtlich größere und lebhafter gefärbte Blüten auszeichnen, sind nach einer späteren Mitteilung Fockes (1890) als Formen aufzufassen, bei deren Bildung fremder Pollen von ähnlichem Einfluß gewesen zu sein scheine, wie in den oben genannten Fällen von Pseudogamie.

Millardet selbst ist späterhin bei Bastardierung in verschiedenen anderen Gattungen wieder zu gleichen Resultaten gekommen. Zur Publikation gelangten leider nur noch einige Beobachtungen an Ampelideen (1901). Einige Rassen von *Vitis vinifera*, die mit dem Pollen von *V. rotundifolia* (Scuppernong) befruchtet wurden, ergaben völlig mit *V. vinifera* übereinstimmende Pflanzen, deren Pollen weniger gut war. Aus der inversen Kreuzung gingen dagegen gewöhnliche zwischen den beiden Eltern intermediäre Bastarde hervor. Ferner gibt er an, daß es ihm gelungen sei, mehrere Rassen von *V. vinifera* mit Pollen von *Ampelopsis hederacea* zu befruchten und dabei wiederum völlig mit *V. vinifera* übereinstimmende Pflanzen erhalten zu haben, während die inverse Kreuzung zu keinen Resultaten führte. Weitere Versuche Millardets in den Gattungen *Rubus*, *Begonia*, *Primula* usw. sind, wie Giard (1903) mitteilt, leider durch den Tod Millardets unterbrochen worden.

Correns hat 1903 in einem Referat über neue Untersuchungen auf dem Gebiete der Bastardierungslehre diese letzte Mitteilung Millardets eingehend besprochen und kritisiert. Er hat dabei, wie später auch Giard (1903, S. 780) zugegeben hat, wohl nicht ohne Recht hervorgehoben, daß diese Untersuchungen über die Kreuzung von Ampelideen, im besonderen diejenige zwischen *Vitis vinifera* und *Ampelopsis hederacea*, nicht völlig einwandfrei seien

und trotz aller Sorgfalt, mit welcher Millardet sonst seine Versuche anstellte, vielleicht doch eine verspätete Selbstbestäubung die Resultate beeinflußt habe. Daß die gemachten Ausstellungen sich nur auf die Angaben über die *Vitis*-Bastarde beziehen und nicht auf alle anderen Untersuchungen Millardets ausgedehnt werden können, haben die seitherigen Untersuchungen gezeigt. Die Richtigkeit seiner Angaben über das Vorkommen einseitiger Bastarde bei *Fragaria* ist später von Solms-Laubach, derjenigen über das Vorkommen solcher Bastardformen bei *Rubus* durch Lidforss bestätigt worden. Auf die Untersuchungen Solms-Laubachs ist kurz an dieser Stelle, auf diejenige von Lidforss später in anderem Zusammenhange einzutreten.

Solms-Laubach (1907, S. 53) hat 1902 eine Anzahl eingetopfter Pflanzen von *Fragaria virginiana* mit weiblichen und durchaus staubblattlosen Blüten mit den männlichen Blüten der einheimischen *Fragaria elatior* bestäubt und reichlichen Fruchtansatz erhalten. „Von den zahlreichen Keimpflanzen gelangten 1904 37 Stöcke zur Blüte. Sie waren teils ♂, teils ♀ und glichen samt und sonders so absolut dem Vater *(F. elatior)*, daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war". Wie bei den Versuchen Millardets war indes die Übereinstimmung doch keine ganz vollständige und Solms-Laubach fügt bei: „Immerhin waren die Blüten der weiblichen Stöcke von auffallender Kleinheit, waren ferner die reichblütigen Infloreszenzen in tieferem Niveau in Zweige geteilt, als es bei *F. elatior* gewöhnlich der Fall, waren die Blätter unterseits fast haarlos, oberseits zwischen den Seitenrippen weniger emporgewölbt und von mehr bläulich-grüner Farbe". Aus den Samen der *F. virginiana* waren hier fast ganz reine *F. elatior* aufgegangen, es war „fécondation sans croisement" in schönster Form eingetreten. Während aber die reine *F. elatior* 1904 einen außergewöhnlich reichen Fruchtansatz erzielte, erwies sich die der *F. elatior* so ähnliche Bastardform absolut steril und produzierte auch nicht den geringsten Fruchtansatz. Ein Teil der von Solms-Laubach durch die Kreuzungsversuche von 1902 erzielten Früchte wurden erst im Jahre 1903 ausgesät. Die aus denselben hervorgehenden 26 Pflanzen kamen 1905 zur Blüte. Sie stimmten in jeder Beziehung mit denjenigen überein, welche bereits 1902 ausgesät und 1904 geblüht hatten, waren von diesen ununterscheidbar und ebenfalls steril. Auch im Sommer 1906 waren alle diese Bastardpflanzen wiederum steril[1]). Immerhin fand Solms-

[1]) Die 1909 vorgenommene cytologische Untersuchung von Blüten dieser Bastarde durch Strasburger (1909a, S. 47) ergab das Vorkommen von verbildetem Pollen und von Samenanlagen, deren innere Entwicklung nicht über die Teilung der Embryosackmutterzellen hinausreichte. Mediane Längsschnitte durch Samenanlagen fertiger Blüten zeigten tief im Gewebe des Nucellus eine Gruppe geteilter, meist schon in Desorganisation begriffener Embryosackmutterzellen.

Laubach in diesem Jahre eine Blüte, bei welcher zwar das Carpiden-Köpfchen abgestorben, der Basalteil des Receptaculums aber doch einigermaßen sukkulent geworden war. Die Vermutung Solms-Laubachs, daß es bei längerer Beobachtung vielleicht doch noch gelingen könnte, einmal eine keimfähige Frucht dieses Bastardes zu erzielen, hat nach anderen neueren Resultaten der Bastardlehre, wie z. B. den Erfahrungen von Wettstein (1908), den früher beschriebenen Verhältnissen bei den *Primula Kewensis*-Bastarden usw. viel Wahrscheinlichkeit für sich.

Im Gegensatz zur eben beschriebenen Kreuzung führte 1903 die Bestäubung der im Gewächshaus isolierten *F. virginiana* ♀ mit *F. collina* ♂ zur Bildung von Bastarden, die „eine viel dezidiertere Zwischenform zwischen den beiden Eltern darstellten", bei der von einer fécondation sans croisement keine Rede sein konnte. Auch diese Bastarde brachten in den beiden ersten Jahren ihrer Blühfähigkeit keine einzige Frucht zur Reife und erwiesen sich gänzlich steril.

Die Versuche Millardets hatten ferner ergeben, daß ein und derselbe Kreuzungsvorgang zu verschiedenen Resultaten führen kann. Solms-Laubach war schon lange vor seinen Versuchen mit *Fragaria* bei *Fuchsia*-Kreuzungen zu demselben Resultate gekommen: er berichtet darüber (1907, S. 60): „Ich hatte 1891 die nahe verwandten mittelamerikanischen Arten *Fuchsia splendens* und *F. cordifolia* in beiderlei Geschlechtsrichtungen miteinander gekreuzt, um den Nachweis zu führen, daß eine von Hemsley aus Mittelamerika beschriebene wilde Art, die zwischen ihnen steht und *Fuchsia intermedia* genannt wurde, den spontanen Bastard beider Spezies darstelle. Zu meinem größten Erstaunen erwiesen sich nun, als sie blühten, von 26 Stöcken der Kreuzung *F. cordifolia* ♀ × *splendens* ♂ 25 dem Vater, der *Fuchsia splendens*, so absolut ähnlich, daß ich sie nicht zu unterscheiden vermochte. Das waren also „hybrides sans croisement". Aber die 26ste Pflanze nahm eine ausgesprochene Mittelstellung ein, indem sie in der Blüte mehr der *F. cordifolia*, in den Stipulae mehr der *F. splendens* ähnelte, ohne indes nach einer und der anderen Richtung völlige Übereinstimmung zu zeigen. Ähnliches, wenn schon nicht so prägnant, ergab auch die Gegenkreuzung *F. splendens* ♀ × *cordifolia* ♂, von der ich indes nur 7 Stöcke zur Blüte brachte. Vier davon kamen ganz nahe an die Mutter, zwei an den Vater heran; nur einer ergab die gesuchte Mittelform, eben die echte *F. intermedia* Hemsley. Irrtümer waren ausgeschlossen, da die Blüten sorgfältig und frühzeitig kastriert, alle späteren Knospen entfernt worden waren, und die Pflanzen einzeln, in voneinander getrennten, keine sonstigen Fuchsien umschließenden Glashäusern kultiviert wurden."

Von weiteren seit Millardet experimentell erzeugten einseitigen Bastarden seien ihrer Merkwürdigkeit halber wenigstens noch die von Hurst (1900) erzeugten Orchideen-Bastarde erwähnt. Handelt es sich bei *Fragaria* und *Rubus* um Bastarde zwischen Arten derselben Gattung, so zeigen die Versuche von Hurst, daß wirklich auch Bastardierungen, wie sie Millardet mit *Vitis* und *Ampelopsis* anstellte, also zwischen Arten verschiedener Gattungen, zum gleichen Resultate führen können. Bei Befruchtung von *Zygopetalum Mackayi* mit Pollen von vier verschiedenen Arten von *Odontoglossum*, einer *Lycaste* und einer *Oncidium*-Art (vgl. de Vries, 1903, II. S. 32) wurden als Nachkommen völlig übereinstimmend und ausschließlich reine Exemplare von *Zygopetalum Mackayi* erhalten.

Ältere Angaben, die bei verschiedenen Vertretern der *Amaryllidaceae* Parthenogenesis oder Pseudogamie vermuten ließen, haben in einer Mitteilung Worsleys eine neue Stütze erhalten. Er gibt an (1906, S. 412), in der Nachkommenschaft einer Kreuzung von *Habranthus (Zephyranthes)* ♀ × *Hippeastrum* ♂ (30 Kreuzungen) in sieben Generationen niemals einen Einfluß der väterlichen Pflanze beobachtet zu haben.

In neuester Zeit haben Collins und Kempton (1916) aus der Kreuzung *Tripsacum dactyloides* ♀ × *Euchlaena mexicana* ♂ Bastarde gezogen, die während 3 Generationen und unter mannigfaltiger Variation der Kulturbedingungen völlig patromorph, ohne jedes Anzeichen von Eigenschaften des mütterlichen Elters blieben.

Die Deutung dieser eigenartigen Bastardierungsvorgänge ist seit ihrer Entdeckung zu verschiedenen Malen und nach verschiedenen Seiten hin versucht worden. Focke hat im Anschluß an die Besprechung der von ihm aus der älteren Literatur angeführten Beispiele metrokliner Bastarde die Vermutung geäußert (1881, S. 525), daß die Entstehung solcher mütterlicher Bastarde ohne Befruchtung der Samenanlage durch parthenogenetische Entwicklung der Eizelle unter dem entwicklungserregenden Einfluß des fremden Pollens erfolgen könnte, und hat für diese Erscheinung die Bezeichnung Pseudogamie vorgeschlagen.

Mit dem Hinweis darauf, daß bei den von ihm studierten *Fragaria*-Bastarden nicht nur metromorphe, sondern auch patromorphe Formen erzeugt würden, hat Millardet (1894) wenigstens indirekt gezeigt, daß seine fausse hybridation sich nicht völlig mit der Pseudogamie Fockes deckt und dessen Erklärungsversuch nicht für die faux hybrides Gültigkeit haben kann. Aus seinen Ausführungen geht deutlich hervor, daß er unter den faux hybrides wirkliche Bastarde verstanden wissen will. Die Ur-

sache dafür, daß sie entweder ganz dem Vater oder der Mutter gleichen, sieht er im besonderen Verhalten der beiden Geschlechtskerne im Befruchtungsprozeß und deren Anteil bei der Entstehung der neuen Pflanze. Er schreibt (l. c., S. 366): „Cela ne peut tenir qu'à ce fait que, par l'acte même de la fécondation, certaines parties importantes de la cellule mâle ou femelle ont été neutralisées, peutêtre annihilées par la cellule adverse, comme deux substances chimiques qui se précipitent mutuellement." Auch Strasburger zog in einer Besprechung der Millardetschen Versuchsergebnisse (1894a, S. 850) den Schluß, „daß die Wechselwirkung der Chromosomen im Kerne Interferenzerscheinungen nach sich zieht. In denjenigen Fällen, wo der Bastard ganz dem Vater oder der Mutter gleicht, werden die Chromosomen des einen Elters durch diejenigen des anderen Elters in ihrer Wirkung völlig neutralisiert." Millardet selbst ist später wieder teilweise von seiner ursprünglichen Auffassung abgewichen, um sich einem Erklärungsversuch Giards anzuschließen. Giard hat zuerst in Anlehnung an Deutungsversuche der Befunde von Boveri (1895) und Delage (1899) über die Entwicklung von Spermatozoiden in kernlosen Eifragmenten einzelner Seeigel, Anneliden und Mollusken die Vermutung geäußert, daß die Entstehung der patroklinen *Fragaria*-Bastarde darauf beruhen könnte, daß aus einem unbekannten Grunde der Kern der Eizelle degeneriere und der entstehende „falsche Bastard" in Wirklichkeit das Produkt einer parthenogenetischen Entwicklung des Spermakerns in dem Plasma der Eizelle sei, daß es sich also um diejenige Erscheinung handle, welche eben in der experimentellen Zoologie unter der Bezeichnung Merogonie bekannt geworden war.

Für die Entstehung der völligen Muttergleichheit der *Fragaria*-Bastarde akzeptiert Giard den Erklärungsversuch Fockes unter Annahme von Pseudogamie, d. h. einer Parthenogenese, die unter dem Einfluß des durch den Pollenschlauch bewirkten Entwicklungsreizes ohne gleichzeitigen Kernübertritt zustande komme. Er faßt (1903, S. 781), nachdem sich Millardet brieflich mit seiner Deutung einverstanden erklärt hatte, seine Ansicht über die Ursachen der fausse hybridation der *Fragaria*-Bastarde in dem Satze zusammen: „Les faux hybrides sont le résultat d'un développement parthénogénétique, soit de la macrogamète (ressemblance unilatérale maternelle), soit de la microgamète (ressemblance unilatérale paternelle)". In ähnlichem Sinne haben sich in den folgenden Jahren und bis in die neueste Zeit auch verschiedene andere Autoren geäußert. In seiner Besprechung der Millardetschen Befunde bei *Vitis* hat sich z. B. Correns (1903) ebenfalls dahin ausgesprochen, daß möglicherweise der *Ampelopsis*-Pollen nur

als Stimulans die parthenogenetische Entwicklung der Embryonen von *V. vinifera* ausgelöst habe. Er fügt hinzu: „Man würde in diesem Falle freilich nicht mehr von ‚faux hybrides' im Sinne ihres Entdeckers sprechen können" und weiter: „gleichen die Nachkommen der Mutter, weil sie parthenogenetisch, aber auf den Stimulus des Pollens hin, entstanden sind, so bezeichnet man die Erscheinung mit Focke als Pseudogamie". Auch Hurst (1900) hat sich zur Erklärung seiner metromorphen Orchideenbastarde[1]) der Hypothese angeschlossen, daß es sich bei diesen Formen um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handle.

Winkler (1908, S. 432) bespricht die faux hybrides im Verlaufe seiner Ausführungen über Ursache und Auslösung der fakultativen, d. h. derjenigen Form der Parthenogenesis, „die nur dann zustande kommt, wenn ein ganz bestimmter nachweisbarer Außenreiz sie auslöst". Drei Erklärungsmöglichkeiten kommen nach ihm für das eigentümliche Verhalten der faux hybrides in Frage:

a) Die Entstehung reiner *Vitis vinifera*-Nachkommen bei Bestäubung verschiedener Rassen von *V. vinifera* mit Pollen von *Ampelopsis hederacea* und ebenso die Entstehung reiner *Zygopetalum Mackayi*-Brut nach Bestäubung von *Z. Mackayi* mit dem Pollen der verschiedensten Arten von 6 anderen Orchideengattungen, könnte darauf beruhen, daß infolge der Bestäubung, etwa unter dem Einflusse eines in dem Pollenschlauche enthaltenen Wuchsenzyms, Parthenogenesis im Vitis- oder Zygopetalum-Ei ausgelöst wird.

b) Entstehung echter Bastarde, bei denen sämtliche mütterlichen Charaktere dominierten. Da bei *Zyg. Mackayi* die zu erwartende Spaltung in der $F_2$-Generation ausblieb, scheint ihm zum mindesten für diese Pflanze diese zweite Möglichkeit ausgeschlossen.

c) Die pflanzlichen faux hybrides sind Analogiefälle zu den experimentell erhaltenen rein mütterlichen Echinid-Crinoid-Bastarden Godlewskis. Da bei der Bildung dieser Bastarde eine regelrechte Verschmelzung des *Antedon*-Spermakerns mit dem *Echiniden*-Eikern vor sich geht und sich das Chromatin des männlichen Kernes an der Bildung der Furchungskerne beteiligt, muß dieser Vorgang und in Übereinstimmung dazu auch die Entstehung der metroklinen faux hybrides im Pflanzenreiche als das Ergebnis einer Befruchtung aufgefaßt werden, bei der die männlichen Erbträger nicht imstande sind, in dem fremden Cyto-

[1]) Die wichtigsten Resultate der nicht überall zugänglichen Mitteilung Hursts sind in der Mutationslehre von de Vries (Bd. II. 1903, S. 32) resümiert. Dort findet sich auch das Verzeichnis der von Hurst ausgeführten und besprochenen Kreuzungen.

plasmamedium ihre Eigenschaften zur Geltung zu bringen. Dafür scheint ihm vor allem auch der Umstand zu sprechen, daß bei *Fragaria* nicht nur metrokline, sondern auch patromorphe faux hybrides bekannt geworden sind. „Bei ihnen kann natürlich keine Parthenogenesis der Eizelle vorliegen, sondern es muß unbedingt angenommen werden, daß geformte Elemente aus dem Pollenschlauch in das Ei eindringen: wahrscheinlich geht die Befruchtung regelrecht vor sich, nur sind es hier die weiblichen Erbträger, die ihre Eigenschaften nicht zur Geltung bringen können." Immerhin hält er durch diese Befunde noch nicht völlig widerlegt, daß in denjenigen Fällen, wo die Nachkommenschaft der Mutter gleicht, die Entwicklung der Eizelle auf einer durch die Bestäubung ausgelösten Parthenogenesis beruhen könnte.

Bateson hat für die Bezeichnung „falsche Bastardierung" den Ausdruck Monolepsis vorgeschlagen und im Gegensatz zu den Anschauungen Millardets nicht eine graduelle, sondern eine fundamentale Verschiedenheit der „faux hybrides" gegenüber den echten Bastarden angenommen. Auch Collins und Kempton (1916) sind der Ansicht, daß bei der Entstehung ihres metromorphen Bastardes *Tripsacum dactyloides* ♀ × *Euchlaena mexicana* ♂ keine wirkliche Verschmelzung der beiden Gametenkerne und damit auch keine wahre Kreuzung erfolgt sei. Sie halten es für ausgeschlossen, daß nach Bildung eines wirklichen Zygotenkerns die Eigenschaften des mütterlichen Elters durch diejenigen des männlichen Elters so völlig verdeckt werden könnten. Wahrscheinlicher ist auch ihnen eine Entwicklung des männlichen Kerns in der Eizelle des Embryosackes bei gleichzeitiger völliger Ausschaltung des weiblichen Kerns. Solche Fälle der „falschen Bastardierung" bilden ihrer Ansicht nach in gewissem Sinne ein Gegenbild zur Parthenogenesis und sie schlagen dafür die Bezeichnung Patrogenesis vor.

Nach der Ansicht der meisten Autoren, welche sich bis jetzt eingehender mit der Entstehung der einseitig väterlichen oder mütterlichen Pflanzenbastarde beschäftigt haben, würden also ähnliche Vorgänge vorliegen, wie sie in der experimentellen Zoologie in den Erscheinungsgruppen der künstlichen, artfremden Befruchtung einerseits, der Merogonie anderseits erzeugt und in cytologischer Hinsicht sehr eingehend untersucht worden sind. Da auf botanischem Gebiete solche Untersuchungen noch fast völlig fehlen, ist es notwendig, die an zoologischen Objekten gewonnenen Resultate zu überschauen und zu prüfen, ob dieselben auch auf die besprochenen pflanzlichen Bastarde übertragen werden können.

Es würde aber zu weit führen, einen auch nur einigermaßen vollständigen Überblick über die reiche zoologische Literatur dieser

Forschungsgebiete geben zu wollen. Es muß genügen, an dieser Stelle zur Begründung meiner Ansichten von der Verschiedenheit der bisher als fausse hybridation und Pseudogamie im Pflanzenreiche bezeichneten Vorgänge gegenüber heterogener Kreuzung und Merogonie im Tierreich auf einige wenige, besonders bekannt gewordene Untersuchungen zu verweisen, die ich zum Teil nach den Originalmitteilungen, zum Teil nach einer vorzüglichen kleinen Zusammenfassung Langs (1914b), nach der allgemeinen Biologie Hertwigs (1912), den Zusammenfassungen von E. Godlewski jun. über „Physiologie der Zeugung" (1912—1914) und „Fortpflanzung im Tierreich" (1915), sowie nach den Vererbungsbüchern von Baur (1914) und Lang (1914a) zitiere.

## 2. Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Erscheinungen der heterogenen Kreuzung im Tierreich und den metromorphen Pflanzenbastarden.

Seit den bahnbrechenden Untersuchungen Loebs (1903) haben im besonderen die zahlreichen Versuche über Bastardbefruchtung an Seeigeleiern bei der Lösung des Problems nach dem Zustandekommen von ausschließlich oder vorwiegend mütterlicher, resp. ausschließlich oder vorwiegend väterlicher Gestaltung der Bastarde eine große Rolle gespielt. Loeb ist es bekanntlich zuerst gelungen, Eier eines Seeigels in Meerwasser mit erhöhter Alkalinität (Zusatz von Natronlauge) dermaßen zu beeinflussen, daß sie durch die Spermazellen eines Seesterns befruchtet wurden. Aus solchen Eiern sind dann Bastardlarven hervorgegangen, welche durchaus die charakteristischen Merkmale der Larven ihrer mütterlichen Art aufwiesen.

Aus späteren Versuchen von Herbst (1906—1912), deren Inhalt ich nach Lang (1914b, S. 37) zitiere, geht hervor, daß bei solchen Versuchen immerhin auch eine willkürliche Beeinflussung der Vererbungsrichtung nach der väterlichen oder mütterlichen Seite möglich ist. Als Material benutzte Herbst *Sphaerechinus* ♀ und *Strongylocentrotus* ♂, aus deren Kreuzung intermediäre (d. h. Mosaikformen mit den dominanten Merkmalen der beiden Eltern), doch bisweilen mehr metrokline und bisweilen mehr patrokline Bastardlarven hervorgingen. Eine Hauptrolle spielte dabei nach den Herbstschen Ergebnissen die Hinausschiebung des Zeitpunktes, in welchem die künstliche Befruchtung der durch Fettsäurebehandlung leicht zur Entwicklung angeregten Eier von *Sphaerechinus* durch den Samen von *Strongylocentrotus* vorgenommen wurde. Durch fortschreitende Verzögerung der Befruchtung bis zum Zeitpunkte der Vorbereitung zur ersten Kernteilung gelang es Herbst, nicht nur die Vererbungsrichtung weit mehr nach der

mütterlichen Seite hin zu verschieben, sondern sogar Larven von rein mütterlichem Habitus (metromorphe Larven) aus der Bastardbefruchtung hervorgehen zu lassen.

Zahlreiche weitere Untersuchungen an zoologischen Objekten haben ergeben, daß die Erscheinungen der heterogenen Kreuzung und Pseudogamie alle nur wünschbaren Übergänge zwischen einfacher künstlicher Parthenogenese und typischer Bastardierung bilden können.

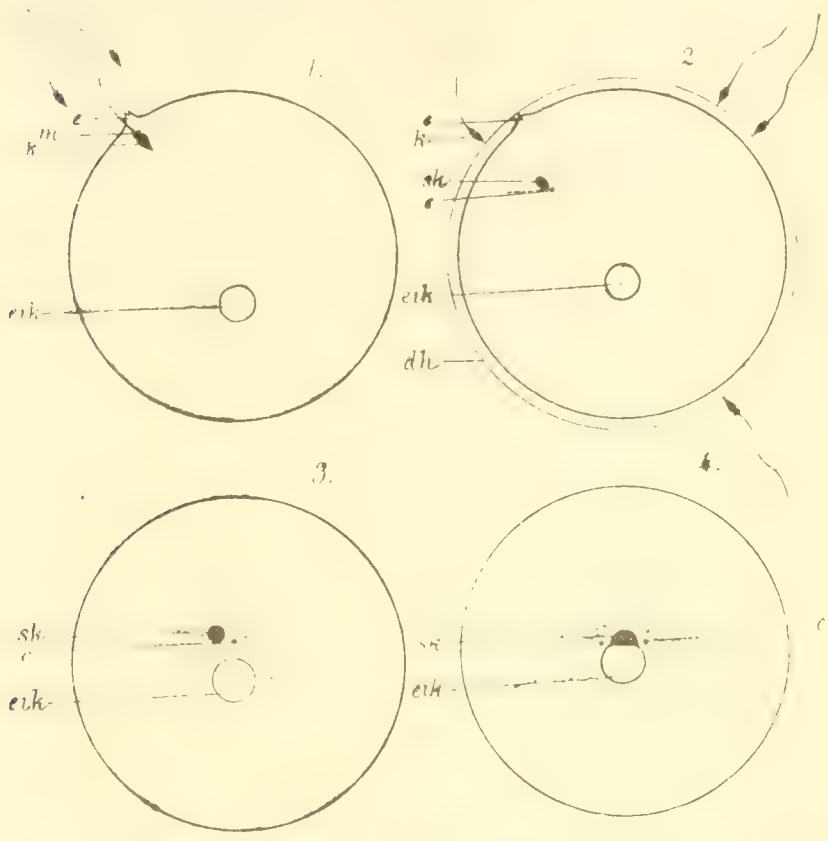



Fig. 107. Schema der normalen Befruchtung eines Seeigel-Eies. *1* das reife Ei im Momente der Befruchtung mit Eikern (*eik*) und Empfängnishügel. Am eingedrungenen Samenfaden ist der Kopf (*k*), das Mittelstück (*m*) und der Endfaden zu unterscheiden. *2—4* Stadien aus dem Verlauf der Annäherung und Anlagerung des Spermakerns an den Eikern. *sk* Samen (Sperma)kern, *eik* Eikern, *e* Centrosom, erste Dotterhaut, *e* Empfängnishügel. Aus Hertwig (1916, S. 101, Fig. 10).

Durch künstliche Einführung eines Spermatophors der europäischen Gottesanbeterin *Mantis religiosa* veranlaßte Przibram (1909) die ägyptische Gottesanbeterin *Sphodromantis bioculata* zur Ablage entwicklungsfähiger Eier. Die sich nur in geringer Anzahl und sehr langsam entwickelndenLarven zeigten alle Charaktere der *Sphodromantis*. In diesem und anderen Fällen heterogener Befruchtung, wie z. B. bei der Entwicklung der mit Sperma von *Antedon rosaceu* (Seelilie) befruchteten Eier von *Echinus*, *Sphaerechinus* und anderen Seeigeln (vgl. Godlewski, 1906), den erfolgreichen Versuchen Kuppelwiesers (1908) über die Befruchtung von Seeigeleiern mit dem Sperma der Miesmuschel *(Mytilus)* usw. handelt es sich um Entwicklungsvorgänge, die normalerweise erst nach Verschmelzung der Eizelle mit dem Spermatozoon der gleichen Spezies erfolgen, die aber auch künstlich durch verschiedene Reize, wie Einwirkung von Salz-

lösungen usw. angeregt werden können. Die Wirkung des artfremden Spermas in den obigen Versuchen beruht also vielleicht darin, daß es ebenfalls Stoffe enthält, welche die parthenogenetische Entwicklung von Eiern anderer Arten auszulösen imstande sind. So brauchte die Besamung von Seeigeleiern mit Muschelsperma in diesem Falle keine Verschmelzung von Eikern und Spermakern zur Folge zu haben. Es würde genügen, wenn ein vom Sperma ausgehender chemischer Reiz die Eizelle zur parthenogenetischen Entwicklung anregt, die natürlich rein mütterliche Nachkommen liefert.

Auch bei Kreuzung von einander ziemlich nahestehenden Arten sind rein mütterliche „Pseudobastarde" bei Seeigeln erhalten worden. So hat z. B. Hagedorn (1908) aus den reziproken

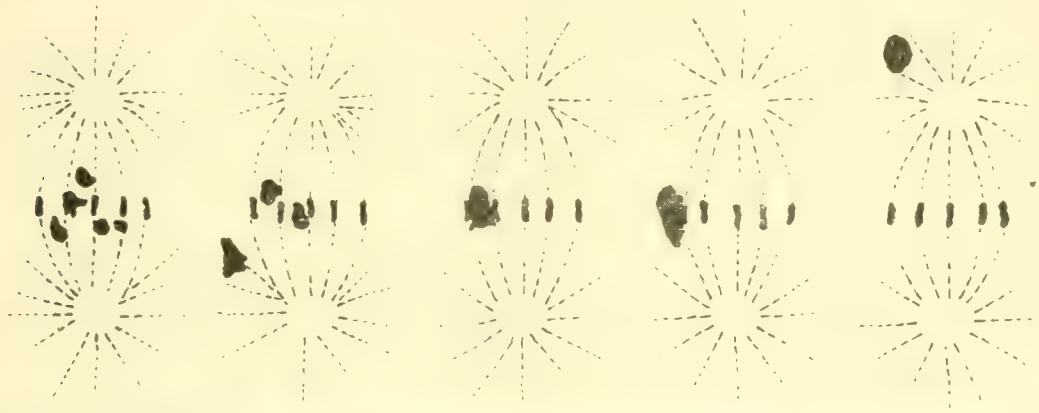


Fig. 108. Verschiedene Lagerung des Chromatins der Spermazelle in der Teilungsfigur nach der Befruchtung von *Echinus*-Eizellen mit klassenfremdem Sperma. Nach Kuppelwieser (1912, S. 368, Textfig. 1).

Kreuzungen von zwei Seeigelarten, *Strongylocentrotus purpuratus* und *S. franciscanus*, rein mütterliche Larven erhalten, ebenso bei Kreuzungen zwischen *S. purpuratus* und *Asterias ochracea*. Auch die von den englischen Zoologen Cresswell Shearer, W. de Morgan und H. M. Fuchs seit 1909 ausgeführten Hybridationsstudien an den Seeigelarten *Echinus esculentus* und *E. miliaris* haben die Heranzucht von älteren Larven und jungen Seeigeln möglich gemacht, die stets uniform die reinen Merkmale der mütterlichen Art trugen, also rein metromorph waren. Da auch die Eier von *Strongylocentrotus, Echinus* usw. durch verschiedenartige Reizmittel zu parthenogenetischer Entwicklung veranlaßt werden können, ist auch in diesen Fällen der „Bastardierung" völlig unsicher, ob es in ihrem Verlaufe wirklich zu einem Sexualakt kommt, oder ob es sich auch in diesen Versuchen wieder um induzierte Parthenogenesis handelt.

In einer größeren Gruppe von Fällen künstlicher artfremder Befruchtung im Tierreich ist eine Vereinigung von Spermatozoon und Eizelle mikroskopisch sicher nachgewiesen worden,

trotzdem rein mütterliche Bastarde entstehen. Für die Erklärung dieses Umstandes fällt in Betracht, daß trotz der eingeleiteten Befruchtung der Spermakern eben nicht oder nur teilweise an der Entwicklung des Bastardembryos Anteil hat. Er wird frühzeitig ganz oder teilweise eliminiert und als Folge hiervon läßt sich ein verschieden starkes quantitatives Überwiegen der mütterlichen Kernsubstanz nachweisen. In dem abnormen Verhalten der väterlichen Kernsubstanz sieht Herbst die direkte Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite und er betont, daß alle von ihm mitgeteilten Tatsachen mit der Hypothese in Übereinstimmung seien, „daß die Vererbungsrichtung von dem Quantitätsverhältnis der elterlichen Kernsubstanzen abhängig ist."

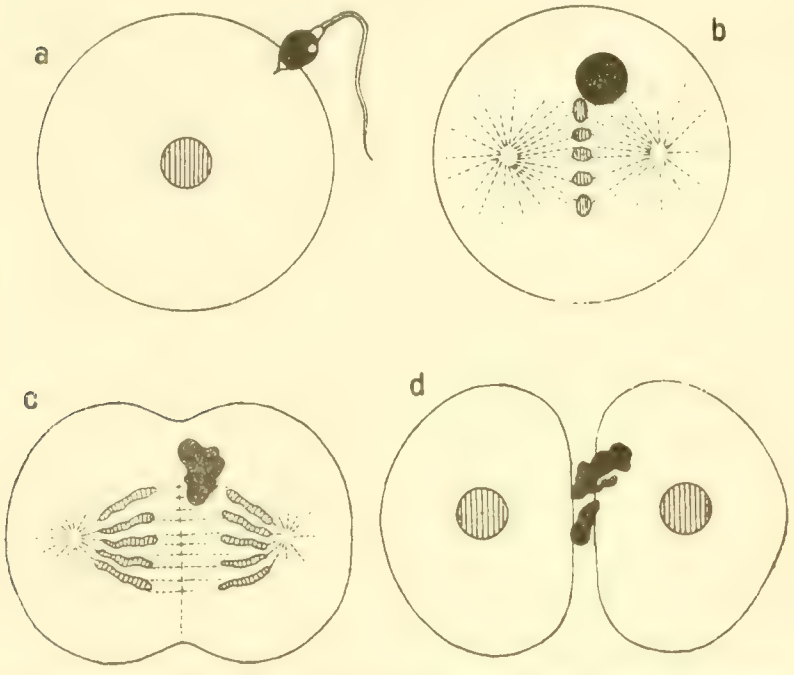



Fig. 109. Schema des Verhaltens des Spermakerns während und nach der Befruchtung der Eizelle durch eine mindestens artfremde Samenzelle bei Bildung metromorpher Larven. Das Sperma-Chromatin ist schwarz, das Ei-Chromatin schraffiert dargestellt. *a* Eindringen des Spermatozoons in das Ei, *b* Äquatorialplatte der Teilung des Eikerns. Eine Kernverschmelzung ist der Teilung des Eikerns nicht vorausgegangen und der männliche Kern liegt neben der Äquatorialplatte. *c* Bildung der beiden Tochteraster und erste Anzeichen der Degeneration des Spermakerns; *d* die beiden ersten Tochterzellen mit Ruhestadium der nur mütterliches Chromatin haltigen Kerne, Elimination des degenerierenden männlichen Chromatins. Nach Lang (1914, Taf. II, Fig. 3).

Auch bei den Versuchen Godlewskis (1906) über Befruchtung durch familien- u. klassenfremdes Sperma (*Sphaerechinus granularis*, *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* × *Antedon rosacea*) konnte eine Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, also zunächst ein Befruchtungsakt, noch nicht, dagegen das spätere Schicksal der beiden vereinigten Chromosomengarnituren festgestellt werden. Immerhin spielte sich der ganze Furchungsprozeß, die Gastrulation, Skelettbildung und allgemeine Konfiguration der Larven vollkommen nach dem mütterlichen Typus ab. Bei seinen späteren Untersuchungen über Befruchtung von Seeigeleiern

mit Sperma des Ringelwurms *Chaetopterus* (1911) ergab die Untersuchung, daß die *Chaetopterus*-Spermien stets in die *Echiniden*-Eier eindringen und ihr Kern mit dem Eikern zu einem hybriden Kopulationskern verschmilzt. Später folgt diesem Prozeß wieder die Ausscheidung des väterlichen Chromatins aus dem Kopulationskern in das Protoplasma und aller Wahrscheinlichkeit dessen Auflösung nach. An der darauf beginnenden Kernteilung (vgl. Fig. 109) beteiligen sich ausschließlich die mütterlichen Chromosomen und die weitere Entwicklung führt zu typischen, rein metromorphen Seeigel-Pluteuslarven. Der Effekt der artfremden Befruchtung ist also auch in diesem Falle, trotz der primär erfolgten Kernverschmelzung, völlig derselbe wie derjenige einer künstlichen Parthenogenesis. Auch die von Kuppelwieser mit

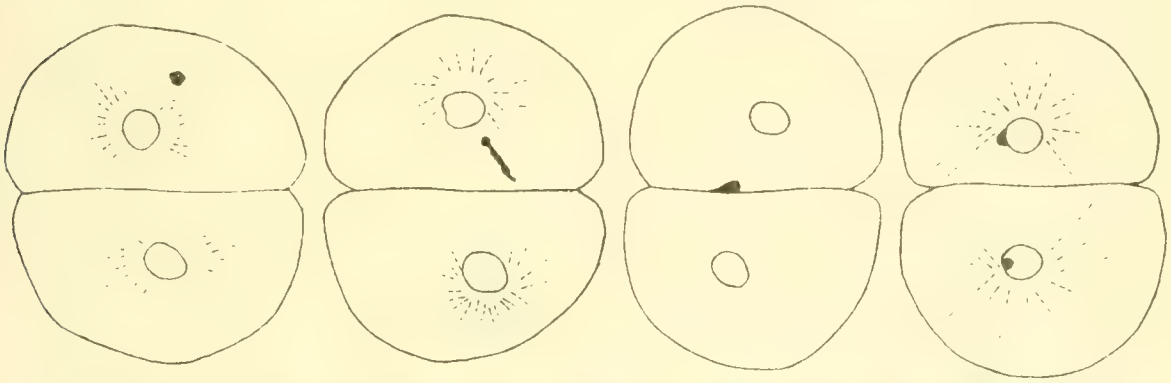


Fig. 110. Verschiedene Lagerung des eliminierten väterlichen Chromatins im Zweizellenstadium nach Entwicklungserregung von *Echinus*-Eizellen durch „artfremde Befruchtung". Nach Kuppelwieser (1912, S. 370, Textfig. 2).

Sperma der Miesmuschel befruchteten Seeigeleier lieferten Seeigel-Pluteuslarven vom rein mütterlichen Typus. In cytologischer Hinsicht wurde in diesem Falle festgestellt, daß der Spermakern bei der Befruchtung zwar im Eiplasma gegen den Kern vorrückt, aber nicht mit demselben verschmilzt. Bei der Teilung des Eies teilt sich nur dessen mütterliche Chromosomengarnitur (vgl. Fig. 108), nicht dagegen diejenige des Spermakerns. Der letztere gelangt vielmehr bei der Zweiteilung des Eies in die eine der beiden ersten Furchungskugeln (vgl. Fig. 110), wo er allem Anschein nach bald der Degeneration anheimfällt. Die Entwicklung des Embryos geht also auch hier ausschließlich unter der Herrschaft des mütterlichen Chromatins vor sich. Auch bei der Besamung von *Echinus*-Eiern mit Samen des Ringelwurms *Audouinia* fand nach der Feststellung von Kuppelwieser (1912) zunächst eine scheinbar normale Befruchtung statt. Bei der ersten Kernteilung aber verhielt sich wiederum das männliche Chromatin anormal. An Stelle von Chromosomen von der bekannten normalen Gestalt entstanden ausschließlich formlose Klumpen, welche unregelmäßig auf die beiden ersten Tochterzellen ver-

teilt und bei der weiteren Entwicklung des Keimes ohne Anteil an der Kernbildung nur noch wenige Teilungsschritte mitgeschleppt wurden. Form und Zahl der Chromosomen in den Zellen größerer Larven, sowie die Größe ihrer Zellkerne bewiesen sicher, daß ihr Chromatin rein mütterlicher Herkunft war. Auch andere artfremde Befruchtungen, mit Sperma der Muschel *Mactra*, der marinen Tellerschnecke *Patella* und des Ringelwurms *Aricia* führten ausschließlich zur Bildung metromorpher Seeigel und ergaben in der Hauptsache ein gleiches Verhalten des väterlichen Chromatins.

Ähnliche Befunde aus dem Pflanzenreich stehen bis jetzt noch völlig aus. Wichtig ist daher zum Vergleich mit der pflanzlichen Pseudogamie der von Baltzer (1909) erbrachte Nachweis einer nachträglichen Chromatinelimination aus Bastardkeimen. Der Inhalt der schönen Untersuchung sei wiederum im Anschluß an A. Langs treffliche Zusammenfassung kurz wiedergegeben. Baltzer befruchtete Echinodermeneier, die vorher nach der Methode Loebs in Seewasser mit erhöhtem Hydroxylgehalt übergeführt worden waren, mit art-, gattungs- und klassenfremdem Sperma. Über das Verhalten des väterlichen Chromatins während der Entwicklung der Bastardkeime werden u. a. die nachfolgenden Angaben gemacht:

Bei der Kreuzung von *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Strongylocentrotus lividus* ♂ vereinigen sich im Befruchtungsprozeß die beiderseitigen Chromosomengarnituren in normaler Weise und vertragen sich miteinander auch im Laufe der Entwicklung. Eine Chromatinelimination findet hier nicht statt. Die Zellkerne der hybriden Pluteuslarven weisen also die beiden Chromosomengarnituren der Eltern vereinigt auf. Damit steht die Tatsache in völligem Einklang, daß die Bastardlarven die Merkmale der elterlichen Larven gemischt zur Schau tragen. Bei der bedeutend schwerer gelingenden reziproken Kreuzung *Strongylocentrotus* ♀ × *Sphaerechinus* ♂ vermag die väterliche Chromosomengarnitur schon bei der ersten Teilung des hybrid befruchteten Eies die Teilung nicht durchzuführen. Sie wird bis auf einige Chromosomen aus dem Kern entfernt und bleibt abseits im Plasma liegen, bis ihre Trümmer auf dem Blastulastadium in die Furchungshöhle ausgestoßen werden. Die sich entwickelnden Plutei tragen infolgedessen wieder rein mütterlichen Habitus zur Schau. Ähnlich gestalteten sich die Verhältnisse bei den beiden reziproken Kreuzungen zwischen *Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus*, *Arbacia pustulosa* × *Sphaerechinus* usw. Im allgemeinen liegen also bei diesen aus heterogenen Bastardbefruchtungen hervorgehenden, nicht intermediären Bastarden, wie auch in einer späteren

Arbeit von Boveri (1914) dargelegt worden ist, die Verhältnisse durchaus so, daß entweder der Kern des einen Elters von vornherein ganz ausgeschaltet ist oder während der Entwicklung durch die im jungen Embryo erfolgenden zellmechanischen Gesetzmäßigkeiten die Chromosomen des einen Elters allmählich ganz oder zum größten Teil aus den „Furchungsspindeln" herausgestoßen werden. Diejenigen des anderen bleiben allein oder doch in Überzahl zurück und die Vererbungsrichtung ist entweder rein einelterlich geworden oder doch nach einem Elter hin verschoben.

Die Möglichkeit eines prinzipiell ganz anderen Verhaltens ist aber durch diese Untersuchungen gar nicht ausgeschaltet. Dafür sprechen die wohl noch nicht widerlegten Untersuchungen Baltzers über die Kreuzung zwischen Echiniden ♀ und Crinoiden ♂. Nach Befruchtung von *Strongylocentrotus* ♀ und *Echinus* ♀ mit *Antedon* ♂ wurde keine Chromatinelimination, sondern Entwicklung der Larven zu echten, exquisit metromorphen Pluteuslarven festgestellt, trotzdem deren Kerne augenscheinlich eine doppelte hybride Chromosomengarnitur besaßen. Nur die vor und während des Blastulastadiums auftretenden Erkrankungen ließen darauf schließen, daß etwas im Zellgetriebe nicht in Ordnung war. Baltzer suchte diese Verhältnisse durch die Annahme zu erklären, daß die Zellkerne der Seeigel-Antedon-Bastarde das väterliche Antedonchromatin in passivem Zustande enthalten. Es könnten also wenigstens in diesem einen Falle künstlicher artfremder Bastardierung im Tierreiche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie für die Fälle natürlicher Pseudogamie im Pflanzenreich als Regel annehmen müssen.

Über die Ausbildung der Geschlechtsprodukte der durch artfremde Befruchtung wie der durch künstliche Parthenogenesis erzeugten Tiere liegen zurzeit noch keine Angaben vor. Für die Seeigel ist es bekanntlich trotz vielfacher Verbesserung der Methoden erst in den letzten Jahren gelungen, aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern fertig ausgebildete Tiere zu erhalten. Von den Seeigelbastarden sind von Shearer, Morgan und Fuchs Larven in beträchtlicher Anzahl zur Metamorphose gebracht und junge Seeigel gezüchtet worden. Geschlechtsreife Tiere sind aber im einen wie im anderen Falle entweder noch nicht erzeugt oder wenigstens nicht in dem Maße, daß das erhaltene Material die Feststellung der Chromosomenzahl und das Studium der Geschlechtszellenbildung möglich gemacht hätte.

Hinsichtlich der Chromosomenzahl ihrer Kerne werden sich die metromorphen Echiniden-Bastarde, so weit bis jetzt aus

den Angaben über die ersten Teilungen derselben geschlossen werden kann, völlig oder doch in der Hauptsache gleich den parthenogenetisch zur Entwicklung kommenden Formen verhalten. Es sind für dieselben drei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen. Eine Ansicht, die früher verschiedene Anhänger hatte, war die, daß zu Beginn der parthenogenetischen Entwicklung durch Autoregulation eine Erhöhung der Chromosomenzahl auf die Normalzahl stattfinde. In der Neuzeit nimmt wohl die Mehrzahl der sich mit diesen Fragen beschäftigenden Forscher an, daß während der ganzen Entwicklung die Chromosomenzahl des Eikernes unverändert beibehalten wird. Ist bei der Eibildung die Reduktionsteilung unterdrückt worden, so werden auch die aus diesen Eiern hervorgehenden und zur Geschlechtsreife kommenden Tiere in den Oocyten und Spermatocyten die normale Chromosomenzahl aufweisen. Eireifung und Spermatogenese könnten also durch den Vorgang normaler Reduktionsteilung erfolgen. Hat dagegen bei der Eibildung eine Reduktionsteilung stattgefunden, so wäre die Bildung normaler und entwicklungsfähiger Geschlechtszellen nur beim Ausbleiben der Reifeteilungen oder wenigstens der Chromosomenreduktion möglich. Im einen wie im anderen Falle wird es also zur Bildung von Geschlechtsprodukten, speziell von Eiern kommen, für welche kein Grund zu einer autonomen Entwicklung vorhanden ist. Ihre Weiterentwicklung wird jedenfalls nur bei legitimer Befruchtung, Kreuzung, oder bei künstlicher Entwicklungserregung durch Parthenogenesis auslösende Reize erfolgen und auch in den folgenden Generationen ausschließlich mütterliche Formen ergeben. Etwas anders liegen die Verhältnisse für die von Baltzer hergestellten „intermediären" Bastarde aus Echiniden-Kreuzungen, sowie die metroklinen Echiniden-Crinoiden-Bastarde, die in den Zellen ihres Somas die dem Furchungskern zukommende diploide Chromosomenzahl aufweisen. Würde es gelingen, aus der Heranzucht derselben geschlechtsreife Individuen zu gewinnen, so würden diese wahrscheinlich auch in ihrer Fortpflanzung ein verschiedenes Verhalten zeigen. Neben Bildung funktionsfähiger Fortpflanzungszellen in $F_1$ und Spaltung in $F_2$ wäre die Möglichkeit vorhanden, daß in den Organen metrokliner weiblicher Individuen die Reifeteilungen der Eier unterbleiben und ähnlich wie bei den höheren Pflanzen apogame Fortpflanzung aus Eizellen mit nicht reduzierter Chromosomenzahl eintreten könnte.

Abgesehen von diesen noch ungenügend bekannten Fällen liegen aber die Verhältnisse im Tierreich wohl durchaus derart, daß infolge heterogener Kreuzung oder Pseudogamie entstehende „Pseudobastarde" in Wirklichkeit gar keine metromorphen Bastarde sind, sondern sich ähnlich wie rein parthenogenetisch entstandene

mütterliche Nachkommen verhalten[1]). Zum Unterschied von den pflanzlichen „faux hybrides", die diploid und heterozygot sind, durchlaufen sie ihren ganzen Entwicklungsgang wahrscheinlich mit der normalen Geschlechtszellen zukommenden haploiden oder einer davon numerisch und qualitativ nur wenig abweichenden Chromosomengarnitur.

### 3. Wirkliche und vermeintliche Fälle von Merogonie im Pflanzenreich.

Ebensowenig wie in den experimentellen und cytologischen Befunden über heterogene Kreuzung und Pseudogamie im Tierreich eine Erklärung für Entstehung und Wesen der pflanzlichen metromorphen Artbastarde gegeben ist, vermögen die Erscheinungen der Merogonie die patromorphen „falschen" Bastarde im Pflanzenreiche zu erklären. Auch hier liegen wiederum wesentlich verschiedene Verhältnisse vor. Über die cytologischen Grundlagen bei der Entstehung patrokliner Bastarde ist im Tier- und Pflanzenreich bedeutend weniger bekannt als über die metroklinen Formen. Im Tierreich haben die Seeigel wieder das günstigste Ausgangsmaterial zur Erzeugung solcher Bastarde geliefert. O. und R. Hertwig war es gelungen, von Seeigeleiern durch Schütteln in Wasser kernlose Stücke abzutrennen, die für einige Zeit lebensfähig blieben. Boveri hat dann 1889 in seiner Abhandlung „Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften" gezeigt, daß solche Eifragmente durch Spermatozoiden befruchtet werden können und hernach Zwerglarven entwickeln. Seine weiteren Studien

[1]) Für diese Annahme sprechen auch durchaus die Ergebnisse der im Berliner anatomisch-biologischen Institut vorgenommenen Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge von Wirbeltier-Eiern nach Befruchtung mit artfremdem, radiumbestrahltem Samen (vgl. P. Hertwig, 1917).

Nach den Feststellungen früherer Forscher sterben die Kreuzungsprodukte von *Bufo vulgaris* ♀ × *Rana fusca* ♂, sowie von *R. esculenta* ♀ × *R. fusca* ♂ nach scheinbar normaler Zweiteilung und Furchung auf dem Keimblasenstadium ab. G. Hertwig (1913) bestätigte durch Kontrollversuche dieses Resultat und erklärte die schlechte Entwicklung dieser Bastarde aus der Entstehung einer disharmonischen Idioplasmaverbindung, die durch die Kopulation der artfremden Kerne zustande kommt. Er bestrahlte nun die Spermatozoen von *R. fusca* mit Radium und erreichte hierdurch, daß sich die Bastardlarven *Bufo vulgaris* ♀ × *Rana fusca* ♂ und *R. esculenta* ♀ × *R. fusca* ♂ über das Keimblasenstadium hinaus zu kleinen Embryonen entwickelten: „Die Ursache zu der Erkrankung, die Vereinigung der beiden Bastard-Idioplasmen zu einer disharmonischen Verbindung, ist ja bei den Radium-Experimenten durch die frühzeitige Elimination des artfremden, radiumkranken Spermachromatins beseitigt". G. Hertwig bezeichnet die Entwicklung dieser „falschen Bastarde", da nur der haploide Eikern sie leitet, als eine haploid-parthenogenetische.

Die Beobachtungen von G. Hertwig fanden volle Bestätigung in den Untersuchungen von O. Hertwig an Tritoneiern, sowie von P. Hertwig (Lit. vgl. 1917) bei Triton- und Fischeiern.

(1895) ergaben, daß aus der hybriden Befruchtung normaler Eier von *Sphaerechinus granularis* mit Samenzellen von *Echinus microtuberculatus* charakteristische, intermediäre Bastardlarven entstehen. Wurden dagegen Schüttelkulturen der Eier der erstgenannten Seeigelart mit den Samenzellen der zweiten Art befruchtet, so entstanden typisch intermediäre Bastardlarven normaler und Zwerglarven verschiedener Größe. Die ersteren gehen nach der Ansicht Boveris aus befruchteten intakten, die letzteren aus befruchteten kernhaltigen, größeren und kleineren Bruchstücken von *Sphaerechinus*-Eiern hervor. Ferner entstanden vereinzelte Zwerglarven vom reinen *Echinus microtuberculatus*-Typus, also rein patromorphe Formen. Diese einseitig väterlichen Bastardlarven sind nach Boveris Ansicht aus kernlosen von *Echinus*-Spermatozoen befruchteten Eifragmenten von *Sphaerechinus* hervorgegangen. Sie blieben klein, weil sie nur aus Bruchstücken von Eiern hervorgegangen sind, patromorph, weil sie in ihrem Plasma als Kernmasse und Vererbungssubstanz ausschließlich den Spermakern enthielten.

Die Resultate Boveris sind später durch Untersuchungen von Morgan und Seeliger bestätigt worden. Durch Delage (1899) wurde die Methodik der Merogonie wesentlich verbessert. Er erzielte analoge Entwicklungsvorgänge nicht nur bei Seeigeln, sondern auch bei einer Annelide *(Lanice conchylega)* und bei einem Mollusken *(Dentalium entale)*.

Auf botanischem Gebiete sind diesen Untersuchungen wiederum nur einige wenige Beobachtungen anzureihen, die sich zudem auf die eine Familie der Fucaceen beschränken. Farmer und Williams (1898, S. 633) haben festgestellt, daß bei der Entleerung der Oogonien von *Halidrys* einzelne Eizellen beim Passieren des engen Ostiolums entzwei geschnürt werden. Die dabei entstehenden kernlosen Eifragmente ziehen die Spermatozoiden gleich den kernhaltigen Eiern an. „It sometimes happens that these non-nucleated fragments become fertilised, and then they are seen to surround themselves with a cell wall in the normal manner, whilst this never occurs, even in uninjured eggs, if they have escaped fertilisation.“ Experimentelle Untersuchungen über Merogonie bei *Fucaceae* sind von Winkler (1901) vorgenommen worden. Es gelang ihm (vgl. auch S. 176), künstlich kernlos gemachte Eistücke von *Cystosira barbata* durch legitime Befruchtung zur Bildung von Keimlingen zu veranlassen. Diese blieben kleiner und schwächer als diejenigen aus normalen Eiern und erreichten auch nicht denselben Entwicklungsgrad wie solche Keimpflanzen, die aus kernhaltigen Eifragmenten entstanden waren.

Wiederholt ist nun, im besonderen von seiten der Zoologen, die Frage aufgeworfen worden, ob nicht auch die patromorphen Pflanzenbastarde ihren Ursprung der Merogonie verdanken könnten. Für die Millardetschen patromorphen *Fragaria*-Bastarde ist dies zuerst von Giard (1899 und 1903) geschehen. Ergebnisse experimenteller und cytologischer Untersuchungen machten einen solchen Ursprung in den letzten Jahren auch für einzelne eigentümliche patrokline *Oenothera*-Bastarde wahrscheinlich.

De Vries (1911) hat durch Kreuzungsversuche festgestellt, daß Bastarde zwischen *Oenothera biennis L.* und *O. muricata L.* ganz

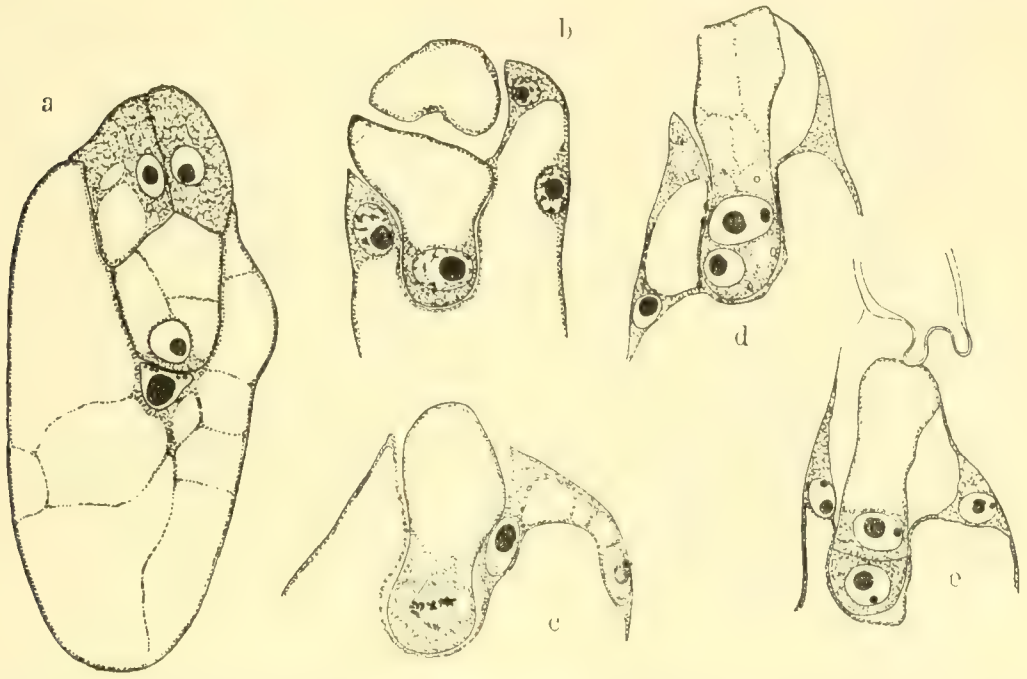



Fig. 111. Befruchtung und Embryobildung bei Bestäubung von *Oenothera biennis* ♀ mit Pollen von *O. muricata*. *a* Embryosack mit Synergiden, Eizelle und Embryosackkern von *O. biennis*, *b* befruchtete Eizelle, *c* befruchtetes Ei mit der ersten Spindel, *d* zweikerniger Embryo, *e* zweizelliger Embryo Nach Renner (1915, Fig. 3a, 4c, d, e und f).

allgemein eine starke Annäherung an die Pollenpflanze zeigen. Sie sind patroklin und zwar in beiden möglichen Kreuzungen. *O. biennis* ♀ × *O. muricata* ♂ liefert demnach *O. muricata* ähnliche, *O. muricata* ♀ × *O. biennis* ♂ der *O. biennis* ähnliche, also in beiden Fällen patrokline Bastardgenerationen, die sich bei Inzucht konstant verhalten. Bei Bestäubung der *O. muricata* ähnlichen Bastardpflanzen mit dem Pollen des *O. biennis* ähnlichen Bastardes wurden in der $F_2$-Generation reine *O. biennis*-Pflanzen, und umgekehrt bei der Bestäubung des *biennis* ähnlichen Bastardes mit dem Pollen des *muricata* ähnlichen Bastardes reine *O. muricata*-Pflanzen erhalten.

Auf Grund dieser Vererbungsverhältnisse vermutete Goldschmidt (1912), daß bei den Kreuzungen zwischen *O. biennis* und *muricata* im befruchteten Ei eine Kernverschmelzung unterbleibe oder nachträglich der eine Chromosomensatz wieder ausgestoßen werde. Besonders wahrscheinlich erschien ihm, daß die Entwicklung des Embryos unter dem Einfluß der allein oder doch überwiegend wirksamen väterlichen Chromatinsubstanz vor sich gehe und der mütterliche Kern degeneriere. Ein solches Ergebnis ließe, in völliger Übereinstimmung mit den experimentell festgestellten Tatsachen, erwarten, daß z. B. der Bastard *O. biennis* ♀ × *O. muricata* ♂ in seinem von dem mütterlichen *O. biennis* stammenden Plasma ausschließlich Kernsubstanz von *O. muricata* aufweist und dementsprechend auch vorwiegend väterliche Eigenschaften mit geringem mütterlichen Einschlag besitzt. Würde bei den genannten Oenothera-Bastarden die Entwicklung der Eizellen wirklich mit dem väterlichen Chromosomensatz einsetzen, so müßten die entstehenden Keime in ihren Kernen wenigstens zunächst die haploide Chromosomenzahl aufweisen. Seine entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Untersuchungen schienen diese Ansichten zu bestätigen und er glaubte, in den Kernen des jungen Bastardembryos die haploide Zahl 7 anstelle der diploiden 14 Chromosomen zählen zu können. Goldschmidt rechnete dabei, in Übereinstimmung mit Anschauungen, die in der Parthenogenesislehre vielfach geäußert worden sind, mit der Möglichkeit, daß im weiteren Verlaufe der Entwicklung des haploidkernigen Keimes nachträglich eine Wiederherstellung der diploiden Chromosomenzahl erfolge.

Leider haben die Nachuntersuchungen Renners (1913 und 1914) die Vermutungen und vermeintlichen Feststellungen Goldschmidts nicht bestätigt. Er hat die Vorgänge der Befruchtung so vollständig wie möglich verfolgt und die Chromosomenzahlen sowohl in den allerersten wie in späteren Entwicklungsstadien der Bastardkeimlinge bestimmt (vgl. Fig. 111 u. 112). Er ist dabei zum Ergebnis gekommen, daß nicht nur bei der genannten, sondern auch bei der reziproken Kreuzung, ebenso bei den Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* einerseits und *O. biennis* oder *muricata* anderseits, die nach den Erfahrungen von de Vries dasselbe züchterische Verhalten zeigen, der Kern der befruchteten Eizelle ein wirklicher Zygotenkern ist. Seine diploide Chromosomenzahl wird nicht nur in den nachfolgenden Kernteilungen beibehalten, sondern bei *O. biennis* ♀ × *muricata* ♂ wie bei allen anderen *Oenothera*-Bastarden (auch solchen mit verschiedenchromosomigen Eltern) während der ganzen Ausbildung des Bastardes bis zur Reduktionsteilung in seinen eigenen Pollenmutterzellen beibehalten.

Für die *Fragaria*-Bastarde hat schon Solms-Laubach (1907, S. 53) auf Grund seiner Beobachtungen über die völlige Sterilität isolierter weiblicher Pflanzen von *F. virginiana* die Anschauungen Giards über den merogonistischen Ursprung der patroklinen Bastarde in Zweifel gezogen. Spätere Untersuchungen Strasburgers (1909a) haben die Berechtigung dieser Zweifel völlig erwiesen.

Strasburger hat im Frühjahr 1909 in teilweiser Wiederholung der Versuche von Solms-Laubach und an dessen Versuchspflanzen die rein weiblichen Blüten isoliert gehaltener Stöcke von *F. virginiana* mit Pollen von *F. elatior* bestäubt. Die bestäubten

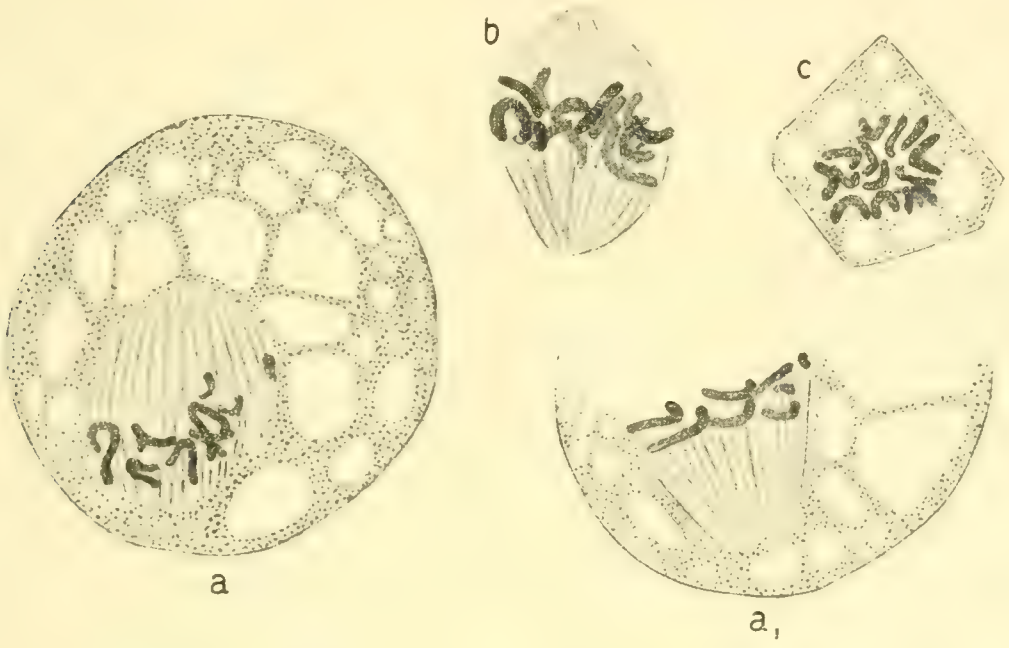



Fig. 112. Kernteilungen aus der frühesten Embryoentwicklung von *Oenothera biennis* ♀ × *O. muricata* ♂. *a* und $a_1$ Eizelle mit Zygotenkern in Metaphase, schräg durchschnitten; *b* zweite Mitose im Embryo, ebenfalls in Metaphase; *c* Metaphase in Zelle eines älteren Embryos. In allen drei Kernteilungen 14 Chromosomen. Nach Renner (1915, Taf. XII, Fig. 1, 5a u. b, 6).

Blüten wurden in Intervallen von je 12 Stunden, von der Bestäubung an gerechnet, fixiert. Schnittserien von Samenanlagen, die zwischen 24 und 48 Stunden nach vollzogener Bestäubung der Narbe in Fixierlösungen eingelegt worden waren, zeigten die typischen Erscheinungen der Befruchtung (vgl. Fig. 113). In seinen Präparaten waren außerdem vorhanden:

Gekeimte Pollenkörner auf den Narben und Pollenschläuche auf ihrem Wege zu den Samenanlagen;

Spermakern und Eikern völlig verschmolzen im befruchteten Ei, doch noch zwei Nukleolen von verschiedener Größe im Keimkern;

die aus den verschmolzenen Gametenkernen hervorgehende Kernspindel in der gestreckten Keimanlage; zwei- und mehrzellige Keim-

anlagen, dabei hin und wieder je zwei verschieden große Kernkörperchen in den Kernen;

endlich auch Endospermkerne vor der Teilung mit drei Nukleolen.

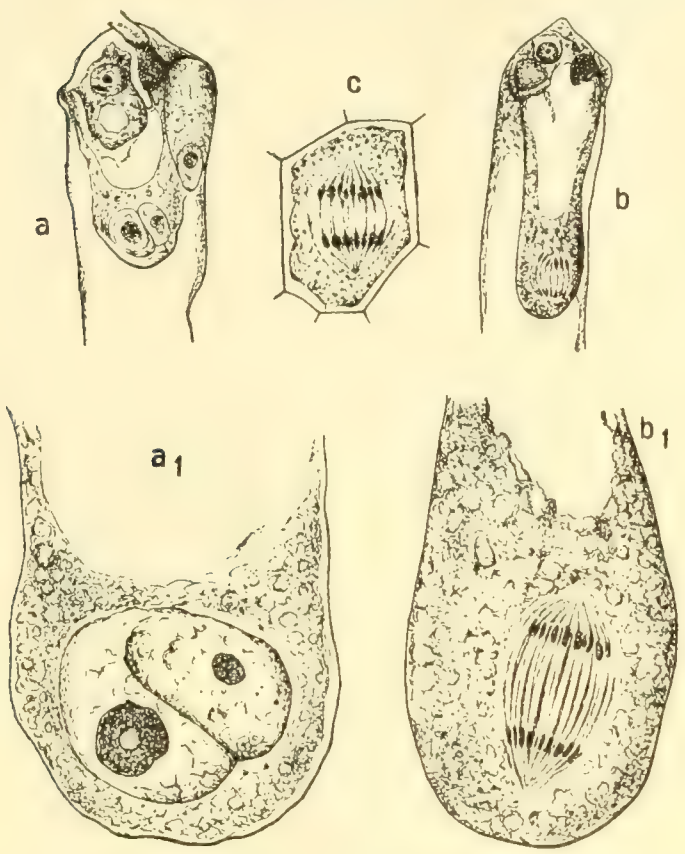



Fig. 113. Befruchtung und Teilung des Zygotenkerns nach Bestäubung von *Fragaria virginiana* mit Pollen von *F. elatior*. *a* oberes Ende des Embryosackes mit einer wenig veränderten und einer durch Pollenschlauchwirkung zerstörten Synergide. Eizelle gestreckt, im Plasma ihres Scheitels Spermakern und Eikern. $a_1$ Scheitel der Eizelle von Fig. *a* bei stärkerer Vergrößerung, die beiden Gametenkerne nur durch schwache Abgrenzung voneinander entfernt. Der Spermakern an Größe etwas hinter dem Eikern zurückstehend und durch ein kleineres Kernkörperchen kenntlich. *b* gestreckte, noch ungeteilte Keimanlage mit Teilung des Zygotenkerns. $b_1$ vergrößerter Scheitel derselben Keimanlage, Kernteilung in Anaphase und mit gleicher Chromosomenzahl wie in diploiden vegetativen Zellen. *c* Zelle mit Kernteilung aus dem Zentralzylinder der Wurzelspitze von *Fragaria elatior*. Nach Strasburger (1909a, Taf. III, Fig. 86—88).

In der großen Mehrzahl der unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen dagegen zeigten die Eizellen Zeichen der beginnenden Degeneration. Nach all diesen Befunden ist also, wie Strasburger ausführt, nicht zu bezweifeln, daß die von ihm mit *F. elatior* bestäubten Stöcke von *F. virginiana* durch den Pollen der ersteren Art regelrecht befruchtet worden waren. Der Keimkern der befruchteten Eier war das Produkt der Verschmelzung von Spermakern und Eikern, und mit der einem Zygotenkern zukommenden diploiden Chromosomenzahl trat die Keimanlage auch in weitere Entwicklung ein.

Es liegt somit auch bei der Keimbildung von *F. virginiana* × *elatior* keine Merogonie vor, sondern wirkliche Bastardierung. Da die Nachkommen dieser Kreuzung ganz der väterlichen Art gleichen, so beweist das eben, „daß in bestimmten Fällen die erblichen Merkmale des einen der beiden Kerne, die im Befruchtungsakt zur Vereinigung kamen, ganz über die des anderen dominieren können“.

## 4. Pseudogamie und „fausse hybridation" als induziert apogame Entwicklung an Artbastarden.

Für die neue Auffassung der Erscheinungen von Pseudogamie und fausse hybridation bei Pflanzen als induziert apogame Entwicklung an Artbastarden scheinen mir vor allem die Studien von Lidforss (1914) über *Rubus*-Bastarde zu sprechen.

Die Brombeeren (Untergattung *Eubatus Focke,* Unterreihe *Moriferi Focke*) haben nach seinen ausgedehnten und vieljährigen Kreuzungsversuchen eine ausgesprochene Neigung zur Bastardbildung. Bei künstlicher Kreuzung erhielt er neben echten Bastarden fast regelmäßig auch falsche Bastarde, die der Mutterpflanze ähnlich waren und stets eine völlig konstante Nachkommenschaft lieferten. Dabei schwankte das quantitative Verhältnis zwischen echten und falschen Bastarden je nach der Verwandtschaft der beiden Eltern innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Nahe Verwandtschaft ergab gewöhnlich echte und falsche Bastarde in ungefähr gleicher Anzahl (z. B. *R. caesius L.* ♂ × Arten aus der Gruppe *Corylifolii,* wie *R. acuminatus Lindeb.* ♀, *R. divergens Neum.* ♀, *R. dissimulans Lindeb.* ♀ usw.). Bei anderen Kreuzungen wurde neben Hunderten von falschen Bastarden nur sehr selten einmal ein echter Bastard erhalten. Zu verschiedenen Malen wiederholte Bestäubungen von *R. polyanthemus Lindeb., R. insularis F. Aresch., R. Lindebergii P. J. Müll.* ♀ mit Pollen von *R. caesius L.* ergaben überhaupt nur falsche Bastarde. Auch aus den reziproken Kreuzungen gingen ausschließlich falsche Bastarde hervor, die vom typischen *R. caesius L.* nicht zu unterscheiden waren.

Die sämtlichen falschen *Rubus*-Bastarde stimmten nach Lidforss vollkommen und ohne den geringsten väterlichen Einschlag mit ihrer Mutterpflanze überein und lieferten eine durchaus einheitliche Nachkommenschaft ohne die geringste Spur von Spaltungserscheinungen. Da anderseits die echten (binären) Bastarde in der $F_2$-Generation immer eine tiefgehende Spaltung erfuhren und eine fast unbegrenzte Polymorphie aufwiesen, schloß Lidforss, daß die falschen *Rubus*-Bastarde nicht durch einen normalen Sexualakt, sondern entweder durch Pseudogamie im Sinne Fockes, oder durch Merogonie entstanden sein müßten. Eine Entscheidung dieser Fragen durch cytologische Untersuchungen war ihm noch nicht gelungen, doch schien ihm ein normaler Befruchtungsakt absolut ausgeschlossen.

Baur hat den Lidforssschen *Rubus*-Bastarden und den faux hybrides überhaupt eine Deutung gegeben, die sich derjenigen, welche sich aus der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie ergibt, in verschiedenen Punkten stark nähert. Diejenigen Ergebnisse der Lidforssschen Untersuchung, auf welche er sich

dabei hauptsächlich bezieht, sowie sein Erklärungsversuch sind im folgenden kurz resümiert.

*Rubus nemoralis Aresch. var. acuminatus Lindeb.* wurde nach sorgfältiger Kastrierung mit Pollen von *R. caesius L.* bestäubt. Ein Teil der erhaltenen Nachkommen waren typische Bastarde zwischen den beiden Arten. Sie zeigten bei der Weiterzucht die für die Nachkommenschaft von Artbastarden bekannte Vielgestaltigkeit. Andere dagegen waren ganz und rein typische *Rubus nemoralis var. acuminatus.* Ein solches Ergebnis muß, wie Baur (1914, S. 245) ausführt, zunächst immer den Verdacht erwecken, daß nicht sorgfältig genug kastriert worden ist und neben der Fremdbefruchtung auch noch eine ungewollte Selbstbestäubung stattgefunden hat. Dieser Verdacht ist aber gegenüber den Versuchen von Lidforss gänzlich unbegründet. Von zahlreichen weiteren, von ihm nur kastrierten und nicht mit Pollen von anderen Arten befruchteten Blüten gab nämlich keine einzige Fruchtansatz. Dagegen erzeugten alle kastrierten und nachher mit artfremdem Pollen bestäubten Blüten reichlich Nachkommenschaft, die immer aus demselben Gemisch von Bastarden und von rein mütterlichen Individuen bestand. Die Bastarde erwiesen sich auch in $F_2$ als typische Bastarde und spalteten in eine große Anzahl von Neukombinationen auf, während die rein mütterlichen Individuen sich weiterhin als konstant rein mütterlich erwiesen.

Die Frage, wie die rein mütterlichen Individuen zu verstehen sind, die aus solchen Artkreuzungen hervorgehen, diskutiert nun Baur im Anschluß an Lidforss folgendermaßen: „Man wird natürlich in Erinnerung an die Sachlage bei *Hieracium* vermuten, daß auch bei *Rubus nemoralis* zweierlei Eizellen vorkommen, solche, die sich parthenogenetisch entwickeln, und solche, die befruchtungsbedürftig sind; die ersteren geben die rein mütterlichen Pflanzen dieser Versuche, die letzteren die Bastarde. Aber die Sache liegt doch anders, denn wie wir gehört haben, geben die kastrierten und nicht bestäubten Blüten überhaupt keinen Samen. Nun wissen wir aber aus anderen Fällen, daß parthenogenetische Entwicklung von pflanzlichen Eizellen durch die Bestäubung der Narbe mit Pollen ausgelöst wird. Es löst also hier der Bestäubungsreiz erst die Parthenogenese aus. Diese Erscheinung, daß scheinbar eine Befruchtung erfolgt, daß aber in Wirklichkeit nur eine durch den Bestäubungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung der Eizellen vorliegt, bezeichnet man nach Focke als Pseudogamie.

Sehr wahrscheinlich liegt bei *Rubus nemoralis* und anderen *Rubus*-Arten, die analoge Resultate bei Kreuzungen ergeben, die Sache so, daß zweierlei Eizellen ebenso wie bei *Hieracium* vorkommen, nämlich normale, befruchtungsbedürftige, aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens partheno-

genetische Eizellen, die sich pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die natürlich auch bei Fremdbefruchtung rein mütterliche Nachkommen ergeben. Eine cytologische Untersuchung, die ja die sichere Entscheidung bringen muß, ist bei *Rubus* noch nicht ausgeführt."

Bei zahlreichen Kreuzungen zwischen sexuellen *Rubus*-Arten, z. B. bei Kreuzungen zwischen schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii*, wie *R. thyrsanthus* ♀ und *R. caesius* ♂, hat Lidforss auffallende Relationen der entstehenden $F_1$- und $F_2$-Pflanzen zu längst bekannten, wildwachsenden Arten aufgedeckt. Auch andere Resultate seiner Untersuchungen sprechen für den Bastardcharakter vieler wildwachsender Rubusarten[1]), so z. B. die Tatsache, daß die $F_1$-Generation der Kreuzung zwischen wildwachsenden *Rubus*-Arten nicht wie andere Artbastarde uniform sind, sondern eine große Vielförmigkeit aufweisen. Die betreffenden Arten sind also schon heterozygotisch, „was wohl in den meisten Fällen mit einer in früheren Generationen stattgefundenen Artkreuzung zusammenhängen dürfte". Im gleichen Sinne ist auch der von Lidforss

[1]) Auf die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung der *Rubus*-Arten hat übrigens schon in den siebenziger Jahren des letzten Jahrhunderts Focke hingewiesen und später eine größere Anzahl solcher Mischlinge in seinem Buche über „Pflanzenmischlinge" aufgeführt. Im besonderen aber hat er (1914, S. 10) in seinen *Species Ruborum* die Bedeutung der Bastardierung bei der Bildung der europäischen *Rubi* eingehend besprochen. Er kommt hier ungefähr zu folgenden Schlüssen und Ergebnissen:

Zu Anfang des Pliocens beherbergte Europa eine Anzahl von untereinander nahe verwandten *Rubus*-Formen und zwar von solchen, die den *R. floribundus, chagalensis, adenotrichos, Sellowii* ähnlich waren. Bei Beginn der Abkühlung (Ende des Pliocens) zogen sich nach seiner Ansicht die alteuropäischen *Eubati* nach Westen und Süden zurück. Die ursprünglich zirkumpolaren *Suberecti* drangen von Norden her nach und mischten sich vielfach mit den Nachzüglern ihrer Vorgänger, mit denen sie widerstandsfähigere Kreuzungsformen bildeten. Auch die alteinheimischen Arten mußten sich vielfach durch Umgestaltung den veränderten Verhältnissen anpassen. Bei dem Rückzug der Gletscher kam es zu großen Verschiebungen der Verbreitungsbezirke. Die Bedeutung der Kreuzung für die Entstehung der Polymorphie bei *Eubatus* läßt sich aus der riesigen Zahl der Mittelformen erkennen, die ausnahmslos eine beträchtliche Menge tauben Pollens besitzen. Allerdings ist der Pollen auch bei manchen Arten mißbildet, die heute nicht mehr intermediär erscheinen; wahrscheinlich sind aber auch diese Arten in der Vorzeit einmal gekreuzt worden.

Die Anführung dieser Stelle aus der Monographie des erfahrenen *Rubus*-Spezialisten und Bastardforschers zeigt, daß auch ganz andere Gesichtspunkte, als sie in dieser Studie vertreten werden, für die Annahme reichlicher Bastardierung in polymorphen Verwandtschaftskreisen mit obligater oder teilweiser Apogamie einzelner Formen sprechen. Die Annahme einer hervorragenden Bedeutung von Pflanzenwanderungen für das Zustandekommen von Kreuzungen und die Verbreitung von Bastarden deckt sich mit Anschauungen, die in der Begründung unserer Hypothese an verschiedenen Stellen, vgl. z. B. S. 130 und 239 gegeben worden sind.

erwähnte Umstand zu deuten, daß bei Aussaat von Samen aus selbstbestäubten Blüten vieler wildwachsender Brombeerarten eine Anzahl abweichender Formen zu erzielen sind, welche ihren neuen Typus auf ihre eigene Nachkommenschaft scheinbar unverändert übertragen.

Diese Befunde gestatten es wohl, *Rubus nemoralis var. acuminatus* entsprechend unserer Hypothese als einen teilweise apogamen Artbastard aufzufassen. Die Unterschiede in seinem Verhalten gegenüber dem von Baur zum Vergleich herangezogenen Fall von *Hieracium* sind dann gering, und, wie unten zu ersehen ist, eigentlich auf zwei Punkte reduziert.

Zunächst ist nach meiner Ansicht zu erwarten, daß eine cytologische Untersuchung bei *Rubus nemoralis*, ähnlich wie bei *Hieracium* und bei *Thalictrum purpurascens*, zur Feststellung von zwei Arten von Eizellen kommen wird, solcher mit haploider und solcher mit diploider Chromosomenzahl der Kerne. Dies dürfte seinen Grund darin haben, daß ein Teil der Embryosackmutterzellen sich mit normalem Verlauf der Reduktionsteilung, andere dagegen sich ohne Reduktion entwickeln. Die haploiden Eizellen sind befruchtungsbedürftig, sie werden mit Pollen der gleichen Art wieder *R. nemoralis* und mit demjenigen des von Lidforss verwendeten *R. caesius* fruchtbare Bastarde erzeugen. Die diploiden Eizellen dagegen liefern die rein mütterlichen Individuen, von denen Lidforss angibt, daß sie sich auch weiterhin als konstant rein mütterlich erweisen. Nicht mitgeteilt wird dabei allerdings, ob sich diese Konstanz nur bei Selbstbestäubung ergab, oder ob auch geprüft wurde — wozu allerdings wenig Ursache vorlag — ob diese Individuen bei weiterer Bastardierung konstante Nachkommenschaft liefern, ferner ob dieselben bei Kastrierung oder Isolierung hier und da Frucht ansetzen. Im ersteren Falle müßte zur Auslösung der Apogamie den durch das Ausbleiben der Reduktion und die Ernährungsvorgänge im Embryosack schon gegebenen Anstößen sich im Gegensatz zu anderen Apogamen noch ein durch Pollenschlauchwachstum gegebener Reiz summieren. Im letzteren Fall würde wenigstens einzelnen der diploiden Eizellen auch ohne diesen Reiz die Möglichkeit zur Entwicklung zukommen.

Die wichtigsten Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen den von Ostenfeld und Rosenberg experimentell und cytologisch studierten Verhältnissen bei *Hieracium* und den experimentellen Befunden von Lidforss bei *Rubus* sind also auf Grund unserer Hypothese:

1. Bei beiden Gruppen von Versuchen sind zu den Bastardierungsversuchen als mütterliche Individuen Artbastarde verwendet worden, welche sowohl haploide wie diploide Eier ausbilden

(mit und ohne Reduktion bei der Teilung des Embryosackmutterzellkerns).

2. Bei *Hieracium* gehen die zur Entwicklungserregung der diploiden Eizellen notwendigen Reize ausschließlich vom Embryosack und dessen Umgebung selbst aus, während bei *Rubus* hierzu noch Pollenschlauchwirkung notwendig erscheint.

3. Bei den Bastardierungsversuchen Ostenfelds wurden als Pollenpflanzen *Hieracium*-Arten verwendet, welche ebenfalls die Fähigkeit zu apogamer Fortpflanzung auf die entstehenden Zygoten übertragen können. Bei den Lidforssschen Versuchen kam dagegen in *Rubus caesius* als Pollenpflanze eine Art zur Verwendung, welche mit *R. nemoralis* fruchtbare und spaltende Bastarde erzeugt.

Wie für *Rubus* scheint mir auch für alle anderen Phanerogamen, für welche bis jetzt „parthenogenetische" Entwicklung der Eizelle infolge Bestäubung der Narbe mit Pollen angegeben worden ist, eine Entwicklungserregung ohne Befruchtung nur möglich unter der Annahme, daß bereits diploide Eizellen vorhanden sind. Andernfalls läge Entwicklung der Sporophytengeneration angiospermer Pflanzen mit haploider Chromosomenzahl, also induzierte generative Parthenogenesis vor, die bis jetzt ausschließlich für *Spirogyra* und andere verhältnismäßig niedrig organisierte Pflanzen nachgewiesen ist. Für die Richtigkeit der obigen Auffassung spricht der Umstand, daß Verhältnisse, wie ich sie für *Rubus* und andere pseudogame Angiospermen annehme, auch wirklich bei zwei der bisher bekannt gewordenen Apogamen durch cytologische Untersuchungen nachgewiesen, in einem dritten Fall durch Vererbungsversuche sehr wahrscheinlich gemacht worden sind.

Bei *Thalictrum purpurascens* und *Atamosco mexicana* erfolgt trotz der Diploidie der Kerne in der Geschlechtsgeneration die Embryobildung nicht ausschließlich aus inneren Gründen, sondern offenbar unter Mitwirkung eines von der Bestäubung ausgehenden Reizes. Overton (1904, S. 278) hat in bestäubten Blüten des partiell apogamen *Th. purpurascens* oft Pollenschläuche in der Mikropyle der Samenanlagen und sogar im Kontakt mit der Eizelle gefunden. Die Vereinigung des zweiten Spermakerns mit dem Endospermkern wurde festgestellt, dagegen gelang in keinem Falle der Nachweis einer Vereinigung von Eikern und Spermakern. Da in den Fruchtknoten nebeneinander Samenanlagen mit diploiden und haploiden Eizellen vorkommen, ist nicht sicher zu entnehmen, ob die Pollenschläuche nur in Samenanlagen mit haploiden oder auch in solche mit diploiden Eiern eintreten. Wahrscheinlich ist auch das letztere der Fall, und da die diploiden Eier weder befruchtungsbedürftig sind noch sich befruchtungsfähig erweisen, könnte vom Pollenschlauch doch wenigstens der Anstoß zur Weiterentwicklung

ausgehen. Ein Beispiel typisch induzierter Apogamie dürfte dagegen nach den Untersuchungen von L. Pace (1913) bei der Amaryllidee *Atamosco mexicana* vorliegen. Diese zeigt mehrere allgemeine Merkmale apogamer Angiospermen: Teilung der Embryosackmutterzelle ohne Tetradenteilung und ohne Reduktion der Chromosomenzahl, Vorkommen aller Stadien von der Embryosackmutterzelle bis zum reifen Embryosack ohne ersichtliche Ordnung in demselben Fruchtknoten. Der Eiapparat von *Atamosco* ist, abgesehen von der di-

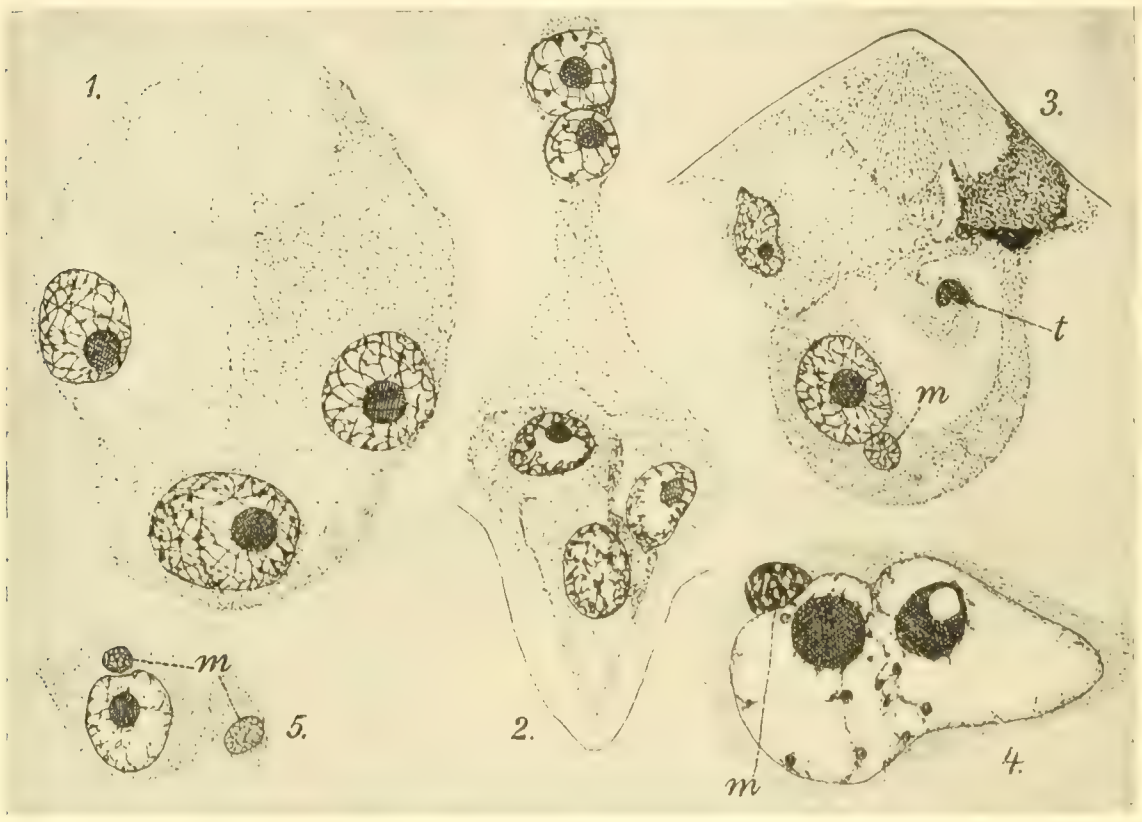



Fig. 114. Pseudobefruchtung bei *Atamosco mexicana*. *1* Eiapparat eines reifen Embryosackes mit Fadenapparat in den Synergidenzellen; *2* Basales Embryosackende mit den drei Antipoden und den beiden nebeneinander liegenden Polkernen; *3* Eiapparat nach dem Eindringen des Pollenschlauches, Pollenschlauchende mit vegetativem Kern *(t)*, Eizelle mit Eikern und *(m)* Spermakern; *4* Verschmelzung der beiden Polkerne mit dem Spermakern; *5* Scheitel einer Eizelle mit Eikern und Spermakern, der zweite Spermakern (*m*) im Embryosackplasma neben der Eizelle. Nach Pace (1913, Taf. 13, Fig. 10-15).

ploiden Chromosomenzahl seiner Kerne, wenigstens äußerlich normal und typisch entwickelt, nur gelegentlich sind zwei Eizellen vorhanden. Ihre Pollenentwicklung vorläuft, soweit auf mikroskopischem Wege festgestellt werden kann, normal, die Reduktion findet statt. Die Pollenkörner sind keimfähig und treiben auf der Narbe reichlich Pollenschläuche, die bis in den Embryosack der Samenanlagen hinunterwachsen. Trotzdem aber alle Einrichtungen, welche den

Spermakern bis zum Eiapparat hinunterführen, mit scheinbar normaler Funktion erhalten geblieben sind, erfolgt im apogamen Ei keine Verschmelzung seines bereits diploiden Kerns mit dem eingedrungenen haploiden Spermakern (vgl. Fig. 114). In ca. 600 Samenanlagen, in denen L. Pace einen Spermakern im Ei feststellen konnte, war in keinem einzigen Falle die Verschmelzung der beiden Kerne eingetreten. In nicht weniger als 30 Samenanlagen wurde auch die Teilung der Eizelle festgestellt, ohne daß derselben eine Vereinigung des in ihrem Plasma befindlichen Spermakerns mit dem Eikern vorausgegangen wäre (vgl. Fig. 115). Dagegen konnte in vielen

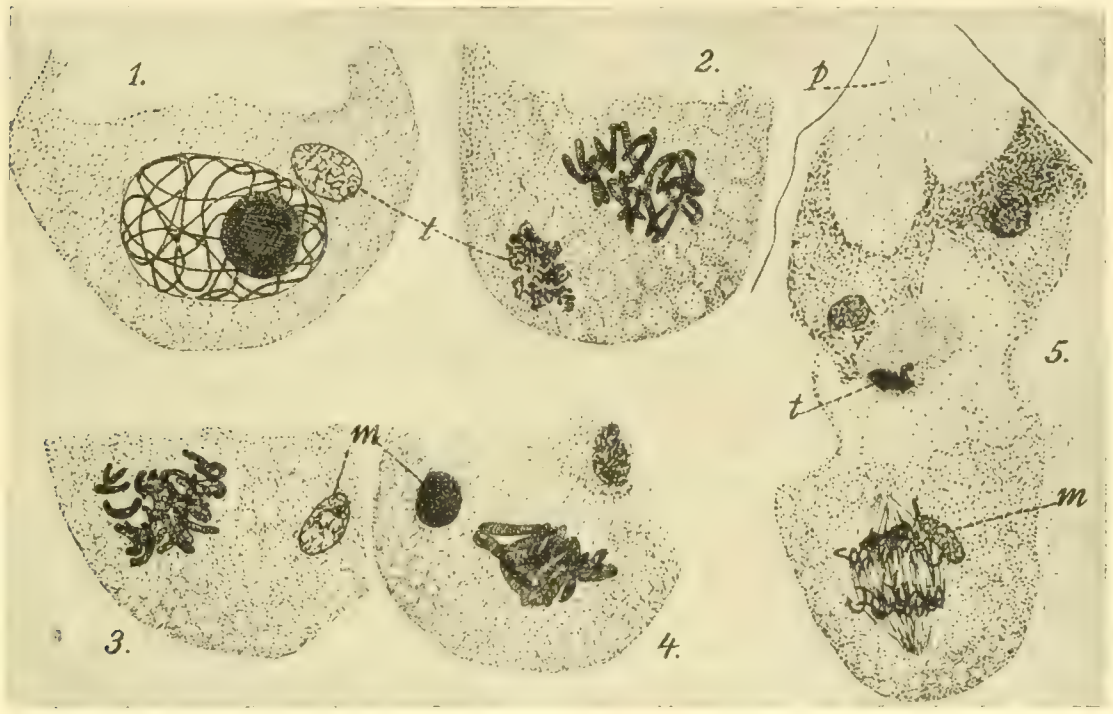



Fig. 115. Induzierte Apogamie bei *Atamosco mexicana*. *1* Kern der Eizelle im Spiremstadium, männlicher Kern in der Nähe des Eikerns liegend; *2* Eikern nach Auflösung der Kernwand mit ungefähr 24 Chromosomen, Spermakern in Degeneration, *3* und *4* weitere Stadien aus der Vorbereitung zur ersten Teilung des Eikerns, *5* Anaphase der ersten Teilung des diploiden aber unbefruchteten Eikerns, Spermakern (*m*) der Spindel dicht anliegend. Nach Pace (1913, Taf. 13 und 14, Fig. 16, 18, 20, 21 und 24).

Samenanlagen, ähnlich wie bei *Th. purpurascens*, die Vereinigung des zweiten Spermakerns mit den Polkernen vor oder nach ihrer eigenen Verschmelzung festgestellt werden.

Versuche zur Entscheidung der Frage, ob apogame Entwicklung auch an unbestäubten Blüten erfolgt, sind nicht ausgeführt worden und aus blütenbiologischen Gründen bei dieser Pflanze offenbar auch recht schwer anzustellen, wenn nicht direkt unmöglich. Da indessen die Weiterentwicklung der apogamen Eizelle von *Atamosco* sehr rasch vor sich geht, da sie ihre ursprüngliche Größe beibehält und un-

mittelbar nach der Entleerung des Pollenschlauchs in Teilung tritt, kann wohl geschlossen werden, daß der letzte Anstoß zur Entwicklung der diploiden Zelle vom Pollenschlauch oder seinem in Embryosack und Eizelle entleerten Inhalt ausgehen wird. Den S. 311 besprochenen apogamen Angiospermen, bei denen die Weiterentwicklung der Eizelle erst nach längerem Ruhestadium auf einen inneren Reiz hin beginnt, kann also zum mindesten *Atamosco* als ziemlich sicheres Beispiel einer durch einen von außen kommenden Reiz induzierten Apogamie gegenübergestellt werden.

Induzierte Apogamie ist nach den Ergebnissen der interessanten Vererbungsversuche von C. Pellew und F. M. Durham (1916) auch die Fortpflanzungsart von Artbastarden aus dem Verwandtschaftskreis der *Primula Kewensis*. Aus den beiden reziproken Kreuzungen zwischen *P. verticillata* und *floribunda* gehen — durchaus vergleichbar mit der Entstehung der eingangs besprochenen *Fragaria*-Bastarde — in der Regel metrokline Bastarde hervor. Nur als seltene Ausnahme, — zweimal in der Nachkommenschaft aus 91 Kreuzungen, trat der als *P. Kewensis* bekannte Bastard auf. Beide Male wurde auch nur je eine Pflanze erhalten. Diese neuen Exemplare von *P. Kewensis* waren völlig fertil, vermehrten sich als wahre *Kewensis* und spalteten bei Selbstbestäubung niemals in *P. floribunda* und *verticillata* auf. Die Chromosomenzahlen des einen dieser beiden neuen Stämme von *P. Kewensis* wurden von L. Digby untersucht und wirklich haploid 18, diploid 36 Chromosomen gefunden. Die ursprüngliche diploide und sterile *P. Kewensis* dagegen ist im Verlaufe der Untersuchungen von C. Pellew und M. Durham niemals entstanden. Die mütterlichen Bastarde aus den reziproken Kreuzungen *P. floribunda* × *verticillata* blieben bei Selbstbestäubung konstant und zeigten auch bei Kreuzung nur selten Andeutungen von Spaltung[1]).

Die Fertilität war sowohl bei den Kreuzungsversuchen, wie

[1]) Zu ähnlichen Resultaten war früher auch L. Digby (1912) gekommen. Bei der Kreuzung von *Pr. floribunda f. isabellina* ♀ mit der fertilen wie mit der sterilen Form von *Pr. Kewensis* erschien immer wieder *Pr. floribunda f. isabellina*, d. h. die Mutterart mit ihrer typischen Chromosomenzahl. Auch Kreuzungen zwischen *Pr. floribunda* ♀ × *Pr. verticillata* ♂ und *Pr. verticillata* ♀ × *Pr. floribunda* ♂ ergaben stets die als weiblich verwendete Pflanze. Die Richtigkeit dieser Ergebnisse ist von L. Digby selbst und neuerdings auch von Dahlgren (1916) angezweifelt worden. In Anbetracht des leichten Zustandekommens von Autogamie bei *Pr. floribunda* glaubte Dahlgren mit der Annahme nicht irre zu gehen, daß die erwähnten „Kreuzungen" in Wirklichkeit Selbstbefruchtungen der weiblichen Pflanzen gewesen seien. Dadurch würde allerdings die Identität der Nachkommen mit der Mutterart sowie die Übereinstimmung der Chromosomenzahl der beiden „Kreuzungen" zwischen *Pr. floribunda* und dem fertilen und dem sterilen Typus von *Pr. Kewensis* am einfachsten erklärt. Dahlgrens Kontroll-Experimente haben die Bestätigung seiner Auffassung nicht erbringen können. Im Verlaufe seiner Kreuzungsversuche wuchsen die Fruchtknoten der mit artfremdem

auch bei Selbstbestäubung und Rückkreuzung der Bastarde ungewöhnlich gering. Von 28 Stöcken *P. verticillata,* die mit Pollen von *P. floribunda* oder *Kewensis* bestäubt wurden, gaben sieben, von 39 Pflanzen der *P. floribunda* in den entsprechenden Kreuzungen deren neun metrokline Bastarde. Auch bei den erfolgreichen Kreuzungen entstanden nur wenige gute Samen oder es keimten bei scheinbar gutem Samensatz doch häufig nur ein oder zwei Samen einer Frucht. Fertilität und Keimfähigkeit der Samen von *P. Kewensis* dagegen erwiesen sich in der Praxis nicht kleiner als bei den beiden — als vollwertig fertil angenommenen — Elternarten. Bei Selbstbestäubung setzt dieselbe leicht und viel Samen an, der auch gut keimt. Bei Kreuzbestäubung von 34 Pflanzen der *P. Kewensis* mit Pollen von *P. verticillata* oder *floribunda* lieferten 11 Pflanzen rein mütterliche Nachkommen, also wiederum *P. Kewensis.* Daß in all diesen Fällen keine Rückkreuzung, also keine Befruchtung, sondern nur Entwicklungserregung stattgefunden haben muß, geht aus weiteren Versuchen hervor, durch welche die beiden Verfasser die Fähigkeit ihrer Versuchspflanzen zu „parthenogenetischer" Fortpflanzung festzustellen sich bemühten. Die betreffenden Versuche sind jedenfalls mit der wünschenswerten Sorgfalt angestellt worden. Sie schreiben: „We then started a series of experiments in 1913 to find out if parthenogenesis actually occurs. The plants were carefully emasculated and isolated. In 1914 we repeated the experiments with additional precautions, isolating the plants in glass cages, which ensures isolation but has the disadvantage of bad ventilation. Nevertheleß we obtained some positive evidence of parthenogenesis." Da die Verfasser von ganz anderer Fragestellung ausgingen, wurden zu diesen Versuchen neben *P. Kewensis* nicht die *P. floribunda* und *verticillata* ähnlichen metroklinen Bastarde, sondern die Elternarten selbst untersucht. Das Ergebnis war folgendes: Von 17 Pflanzen *P. verticillata* „tested for parthenogenesis" ergab eine, von 10 Pflanzen *P. floribunda* keine keimfähige Samen. Von 12 Stöcken *P. Kewensis* dagegen setzten deren drei entwicklungsfähige Samen an.

Mit den Resultaten der oben angeführten Rückkreuzungsversuche kombiniert, ergibt sich also, wie mir scheint wohl einwandfrei, daß *Pr. Kewensis* apogam sein muß, daß in den meisten Fruchtknoten die Samenbildung nur nach legitimer Bestäu-

---

Pollen belegten Blüten wohl zu normaler Größe heran, enthielten aber keinen oder nur schlechten Samen, der nicht zur Keimung gebracht werden konnte. Die Untersuchungen von C. Pellew und F. M. Durham haben nun wohl sicher erwiesen, daß der an sich wohl berechtigte Einwand Dahlgrens für diese Primeln keine Gültigkeit hat, sondern wirklich einseitige Bastarde zwischen *Pr. floribunda* und *verticillata* entstehen.

bung erfolgt, daß etwa bei einem Drittel der Pflanzen auch illegitime Bestäubung dieselbe Wirkung hat und daß an ganz wenigen Pflanzen auch Fruchtknoten vorkommen, deren Samenanlagen sich als autonom entwicklungsfähig erweisen. Nicht ausgeschlossen ist, daß dieselbe oder eine etwas schwächer ausgeprägte Fähigkeit zu stimulativer und autonomer Apogamie auch den metromorphen Bastarden zwischen *P. floribunda* und *verticillata* zukommt, daß in den Populationen von *P. floribunda* und *verticillata* auch bereits solche apogame metromorphe Bastarde enthalten sind und diese bei den Versuchen von L. Digby sowie von C. Pellew und F. M. Durham zu einigen ohne unsere Annahme nicht erklärbaren „Unstimmigkeiten" Anlaß gegeben haben.

Die Befunde bei *Thalictrum* und vor allem bei *Atamosco* und *Primula Kewensis* machen es wahrscheinlich, daß auch in allen anderen früher als Pseudogamie oder Monolepsis beschriebenen Fortpflanzungsvorgängen, also bei den Millardetschen *Fragaria*-Bastarden, bei den Gattungskreuzungen innerhalb der Orchideen usw. nicht Parthenogenesis haploider, sondern induzierte (stimulative) Apogamie diploider Eizellen vorliegt, deren Entstehung wiederum auf dem Ausbleiben der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen einer durch Artbastardierung hervorgegangenen Heterozygote zurückzuführen sein wird. Die pflanzlichen faux hybrides und die vermeintlichen Fälle der Pseudogamie im Pflanzenreich stehen zu den Fällen experimenteller Pseudogamie und Merogonie im Tierreich ungefähr in demselben Verhältnis, wie die natürliche und obligate Apogamie der Pflanzen zur natürlichen und künstlichen Parthenogenesis im Tierreich. Die Erscheinungen der Pseudogamie sind im engsten Anschluß an diejenigen der Apogamie als Fortpflanzungserscheinungen von Artbastarden zu betrachten. Es handelt sich bei ihr, wie bei der gewöhnlichen Apogamie, die wir entsprechend der Terminologie für Parthenokarpie etwa als autonom bezeichnen können (vgl. S. 407), um einen völligen und erblichen Verlust der normalen geschlechtlichen Fortpflanzung. Er ist deswegen nicht so leicht festzustellen und fällt in der Natur nicht auf, weil die induzierte Apogamie eine legitime oder illegitime Bestäubung[1]) verlangt. Von wirklicher sexueller

[1]) Art, Intensität und Wirkungsort der damit gegebenen Reize können selbstverständlich sehr verschieden sein. Denkbar ist direkte Wirkung des entwicklungserregenden Reizes auf die Elemente der Samenanlagen, anderseits auch indirekte Wirkung der durch das Pollenschlauchwachstum primär ausgelösten parthenokarpen Entwicklung der Frucht. Eine direkte Wirkung ist vor allem in solchen Fällen zu erwarten, in welchen, wie z. B. bei *Atamosco*, das Pollenschlauch-

Fortpflanzung ist sie nur durch sorgfältige cytologische und experimentelle Untersuchungen zu unterscheiden. So wäre also auch möglich, daß die Erscheinungen der Pseudogamie oder, wie wir bei einer Einordnung derselben unter die Gesichtspunkte unserer Hypothese sagen können, die induzierte Bastard-Apogamie im Pflanzenreich viel verbreiteter ist, als zurzeit nachgewiesen ist. Schon Strasburger hat hervorgehoben, daß auffälligerweise Apogamie in einigen besonders polymorphen Verwandtschaftskreisen, wie *Alchemilla, Hieracium* usw. auftritt, daß sie dagegen anderen ebenso polymorphen Kreisen wie *Rubus, Salix* usw. völlig abzugehen scheine. Vielleicht ist es also lohnend, nach Beispielen für induzierte Apogamie gerade in diesen letzteren Verwandtschaftskreisen zu suchen, in denen, wie in denjenigen der polymorphen Apogamen ebenfalls eine große Anzahl von Bastarden bekannt sind. Auch metrokline und überhaupt konstant bleibende Artbastarde[1]), ferner hochchromosomige Arten in Gattungen mit stark wechselnder Chromosomenzahl[2]) werden auf diese Erscheinung hin zu untersuchen sein. Vielleicht ist nicht ausgeschlossen, daß Beispiele von sogenannter Pseudogamie auch in den Gruppen der Selbsbestäuber und namentlich unter den Bastarden von Selbstbestäubern zu finden sein werden.

---

wachstum bis zur Entleerung des Schlauchinhaltes in den Embryosack führt. Hier ist Entwicklungserregung der Eizelle durch das Eindringen des Spermakerns und ebenso der Endospermbildung, wie bei der normalen Befruchtung, durch die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit den Polkernen, wahrscheinlich. Auf die entwicklungsfähigen Teile der Samenanlagen direkt einwirkende Reize könnten auch von solchen Pollenschläuchen ausgehen, die zwar in den Embryosack eindringen, sich der Eizelle anlegen, ihren Inhalt aber nicht mehr entleeren. Eine indirekte Auslösung der Ei- und Endospermentwicklung in den Samenanlagen durch Förderung der Fruchtentwicklung ist in all denjenigen Fällen wahrscheinlich, in welchen die Pollenschläuche ihr Wachstum schon früher, nach dem Eindringen in die Mikropyle, oder im Fruchtknotengewebe einstellen oder wo, wie in verschiedenen Fällen der Parthenokarpie, schon der Vorgang der Bestäubung und die allerersten Stadien der Schlauchentwicklung einen solchen Reiz bedeuten können.

[1]) So wird z. B. zu prüfen sein, ob nicht unter den von Rosen (1911, S.406) experimentell erzeugten Kleinarten von *Erophila* solche induziert-apogame Bastarde sind. Vieles in ihrer Entstehung und ihrem Verhalten würde für diese Annahme sprechen: Die Fertilität der von Rosen gezogenen Formen war in der $F_1$-Generation sehr gering, nahm in der $F_2$-Generation zu und unter den konstanten neuen Formen waren solche von „normaler, voller Fruchtbarkeit". Aufschluß über das Wesen dieser Fruchtbarkeit wird also von einer eingehenden cytologischen Untersuchung, anderseits von Kreuzungsversuchen mit solchen konstanten Bastard-Nachkommen zu erwarten sein.

[2]) Hingewiesen sei z. B. auf die in Anmerkung 1, S. 357 besprochene Gattung *Chrysanthemum*. Es ist außerordentlich wahrscheinlich, daß sich unter ihren chromosomenreicheren Arten — ähnlich wie bei *Rosa, Hieracium, Taraxacum* usw. — auch Formen mit autonomer oder stimulativer Apogamie vorfinden.

## 5. Zusammenfassung und Thesen.

Artfremde Bastardierung hat nicht immer eine Mischung der spezifischen Merkmale beider Eltern zur Folge. Sie kann auch zur Entstehung von Bastarden führen, welche den Typus des einen, des väterlichen oder des mütterlichen Elters mehr oder weniger vollkommen wiederholen. Da diesen metromorphen und patromorphen Bastarden das früher als ausschlaggebend betrachtete Moment der Bastardierung, die mehr oder weniger vollständige Vereinigung der Charaktere der beiden Eltern abgeht, sind sie als falsche Bastarde bezeichnet worden. Immerhin wurde für ihr Zustandekommen ursprünglich ein wirklicher Bastardierungsakt angenommen und die Ursache ihrer besonderen Vererbungsrichtung darin gesehen, daß während des Befruchtungsvorganges Teile des väterlichen oder des mütterlichen Gameten in ihrer Wirkung völlig neutralisiert worden seien. Auf Grund von Vergleichen mit den Resultaten künstlicher artfremder Befruchtung (Pseudogamie, Heterogenie) im Tierreich ist später angenommen worden, daß die zur Bildung metrokliner Bastarde führenden Kreuzungen ohne Befruchtung der Samenanlagen, durch parthenogenetische Entwicklung von Eizellen unter dem entwicklungserregenden Einfluß des fremden Pollens erfolge, also in Wirklichkeit eine parthenogenetische Entwicklungsform sei. Die Entstehung patrokliner Bastarde wurde als Analogiefall zu den Erscheinungen der Merogonie betrachtet und angenommen, daß nach gewissen artfremden Befruchtungen der Kern der Eizelle aus unbekannten Gründen degeneriere und der entstehende Embryo in Wirklichkeit das Produkt einer parthenogenetischen Entwicklung des Spermakerns im Plasma der Eizelle sei. Die Meinung der meisten Forscher, die sich mit diesen Fortpflanzungsvorgängen beschäftigt haben, ging also dahin, daß alle einseitigen oder falschen Bastarde im Pflanzenreich als Resultat einer parthenogenetischen Entwicklung, zum Teil der Makrogamete (einseitige mütterliche Vererbung), zum Teil der Mikrogamete (einseitige väterliche Vererbung) aufzufassen seien.

Thesen:

1. Aus der Vergleichung der bis jetzt vorliegenden experimentellen und cytologischen Untersuchungen geht hervor, daß in Zoologie und Botanik unter den Bezeichnungen falsche Hybridation, Pseudogamie, Heterogenie und Merogonie zum Teil verschiedenartige Erscheinungen verstanden wurden und verschiedenartige Entwicklungsprozesse als identisch aufgefaßt worden sind.

2. Künstliche Bastardbefruchtung (Heterogenie) führt im Tierreich vielfach zur Ausbildung ausschließlich oder vorwiegend mütter-

licher resp. ausschließlich oder vorwiegend väterlicher Gestaltung der Bastarde. In einzelnen Fällen hat sich dabei eine willkürliche Beeinflussung der Vererbungsrichtung nach der väterlichen oder mütterlichen Seite als möglich erwiesen.

3. Die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite und damit für die Entstehung scheinbar metromorpher Bastarde besteht darin, daß in vielen Fällen, trotz der eingeleiteten Befruchtung, der Spermakern nicht oder nur in den allerersten Stadien Anteil an der Entwicklung des Embryos hat und in der Regel schon in der ersten oder in einer der ersten Teilungen ganz oder teilweise eliminiert wird. Die infolge Heterogenie oder Pseudogamie entstehenden tierischen „Pseudobastarde" sind meistens gar keine metromorphen Bastarde, sondern verhalten sich später völlig gleich wie rein parthenogenetisch entstandene Nachkommen des mütterlichen Elters.

4. Es ist zu erwarten, daß sich die Ausbildung der Geschlechtsprodukte der durch artfremde Befruchtung erzeugten tierischen Pseudobastarde in derselben Weise gestalten wird, wie bei den durch andere Methoden künstlicher Entwicklungserregung parthenogenetisch erzeugten Individuen. Die Bildung normaler Gameten ist denkbar, wenn im Verlaufe der somatischen Entwicklung durch Autoregulation vorerst eine Erhöhung der Chromosomenzahl auf die Normalzahl stattgefunden hat (was als wenig wahrscheinlich betrachtet wird) oder, wenn ausgehend vom haploidkernigen Stadium der Oo- und Spermacyten, die Bildung normaler und entwicklungsfähiger Geschlechtszellen durch das Ausbleiben der Reifeteilungen oder wenigstens der dabei stattfindenden Reduktion möglich wird. Im einen wie im anderen Falle würden Geschlechtsprodukte entstehen, für welche kein Grund zu einer autonomen, d. h. erblichen parthenogenetischen oder apogamen Entwicklung gegeben zu sein scheint.

5. Bei der Bildung der meisten metro- und patromorphen Bastarde im Tierreich spielt der Vorgang der artfremden Befruchtung nur als entwicklungserregendes Moment eine Rolle. Die andere wichtige Aufgabe der normalen Befruchtung, die Amphimixis, tritt zurück und die Chromatinmasse des einen der beiden Gametenkerne geht zugrunde. Für diese Fälle einseitiger, metro- oder patromorpher Formen im Tierreich hat der Satz A. Langs Gültigkeit: „Die einseitigen Hybriden sind in Wirklichkeit gar keine wahren Bastarde, sondern sie sind jenen stets rein metromorphen Individuen vergleichbar, die einer parthenogenetischen Entwicklung infolge künstlicher Entwicklungserregung ihr Dasein verdanken." Für die bis jetzt eingehender untersuchten Beispiele konstanter metro- und patromorpher Bastarde im Pflanzenreich trifft dieser Satz nicht zu.

6. Die „pseudogam" entstehenden metro- und patroklinen Pflanzenbastarde sind echte Produkte der Bastardierung. Der Kern der befruchteten Eizelle ist ein wirklicher Zygotenkern und seine diploide Chromosomenzahl wird nicht nur in den ersten unmittelbar nachfolgenden Kernteilungen, sondern während der ganzen somatischen Entwicklung des Bastardes bis zur Teilung seiner Pollen- und Embryosackmutterzellen beibehalten.

7. Ein Teil der einseitigen Pflanzenbastarde ist in ihrer Nachkommenschaft konstant. In denjenigen Fällen, in denen diese Konstanz nicht nur bei Selbstbestäubung, sondern auch bei Rückkreuzungsversuchen mit den Eltern oder Bestäubung mit Pollen anderer Arten bewahrt bleibt, beruht die Samenbildung und die Konstanz der Nachkommenschaft wahrscheinlich auf apogamen Fortpflanzungserscheinungen.

8. Für sämtliche Fälle der „Pseudogamie" bei Phanerogamen, für welche bis jetzt „parthenogenetische Entwicklung der Eizelle infolge Bestäubung der Narbe mit Pollen" angegeben worden ist, erscheint eine Entwicklungserregung von Eizellen ohne Befruchtung nur unter der Annahme möglich, daß bereits diploide Eizellen vorhanden sind, deren Entstehung, wie bei der Apogamie, auf das Ausbleiben der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen zurückzuführen ist.

9. Die faux hybrides und die vermeintlichen Fälle der Pseudogamie im Pflanzenreich stehen zu den Fällen experimenteller Pseudogamie und Merogonie im Tierreich ungefähr in demselben Verhältnis wie die natürliche und obligate Apogamie der Pflanzen zur natürlichen und künstlichen Parthenogenesis im Tierreich. Die Erscheinungen der Pseudogamie sind im Anschluß an diejenigen der Apogamie als Fortpflanzungsvorgänge wirklicher Artbastarde, die Ergebnisse der künstlichen artfremden Befruchtung im Tierreich im Anschluß an die Ergebnisse der experimentellen Parthenogenesis erklärbar.

10. Bei pseudogamen Artbastarden muß sich zur Auslösung der Apogamie den durch das Ausbleiben der Reduktion, die Entwicklung der diploidkernigen Geschlechtsgeneration und die Ernährungsvorgänge im Embryosack schon gegebenen Entwicklungsimpulsen noch ein von Pollenkörnern oder vom Pollenschlauchwachstum ausgehender Reiz summieren, damit die Entwicklung der Embryonen, Samenanlagen und der Frucht vor sich geht. Sie lassen sich als Fälle induzierter Bastard-Apogamie der ohne Pollenschlauchwirkung vor sich gehenden apogamen Entwicklung, der autonomen Apogamie, zur Seite stellen.

11. Die Befunde bei *Rubus*-Bastarden machen es wahrscheinlich, daß neben Artbastarden mit ausschließlich induziert apogamer Fort-

pflanzung, wie bei den autonomen Apogamen, auch solche Formen vorkommen, bei welchen sich die Möglichkeit der induziert apogamen Entwicklung auf einen Teil der Samenanlagen beschränkt, während andere unter Durchführung der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen befruchtungsfähige und -bedürftige Eizellen hervorbringen.

12. Induzierte Apogamie (Pseudogamie) ist cytologisch bei *Atamosco mexicana,* experimentell bei dem tetraploiden Artbastard *Primula Kewensis* nachgewiesen. Sie dürfte bei den Angiospermen ebenso verbreitet sein wie autonome Apogamie. Es wird nach ihr besonders in solchen polymorphen Verwandtschaftskreisen zu suchen sein, die keine autonome Apogamie aufweisen, aber dennoch durch das Vorkommen zahlreicher Bastarde ausgezeichnet sind. Induziert apogame Formen könnten auch in den Verwandtschaftskreisen von Selbstbestäubern und namentlich unter den Bastarden von Selbstbestäubern vorhanden sein; ihr Nachweis würde wesentlich zur Erklärung der Konstanz in reinen Linien beitragen.

Elftes Kapitel.

# Hybrider Ursprung und Parthenokarpie.

Taube oder nur ausnahmsweise fertile Samen erzeugende Formen sind unter den Angiospermen verbreitet. Eine besonders auffällige Gruppe derselben bilden eine Anzahl Kulturpflanzen, welche trotz des Ausbleibens regulärer Befruchtungsvorgänge, parthenogenetischer oder apogamer Samenbildung die weiblichen Organe nicht völlig zugrunde gehen lassen, sondern befähigt sind, samenlose Früchte zu erzeugen. So sind die Früchte verschiedener Sorten von Bananen, Ananas, Feigen und Gurken völlig kernlos. Sie haben die Möglichkeit zur Ausbildung entwicklungfähiger Samen völlig eingebüßt und bringen nur noch samenlose Früchte hervor.

Gärtner bezeichnete 1844 diese auffallende Eigenschaft gewisser Blütenpflanzen als Fruchtungsvermögen und Noll (1902, S. 160) hat dafür, zur Hervorhebung des Unterschiedes von der Parthenogenese und zugleich zur Betonung der gemeinsamen Momente, die heute allgemein angenommene Bezeichnung der Jungfern-Fruchtbildung oder Parthenokarpie vorgeschlagen. Er weist darauf hin, daß die Ausdehnung dieser Bezeichnung mit einem gewissen Rechte auch auf jene kernlosen Früchte gefordert werden könnte, deren Samenanlagen zur Befruchtung untauglich sind und verkümmern und bei denen der Stimulus von jenen partiellen Wirkungen ausgeht, die im Gegensatz zu den eigentlichen Befruchtungswirkungen, den foecundativen, als bloß coitive oder Begattungswirkungen zu bezeichnen sind. Da aber die Fruchtbildung niemals in so direkter Beziehung zu den Pollenkörnern steht wie die Embryobildung, hält Noll für richtiger, die für die Fruchtentwicklung stimulierenden Einflüsse der Bestäubung, gleichviel, ob letztere mit oder ohne Befruchtung verläuft, und ob jene vor oder nach der Befruchtung sich geltend machen, für sich, und ganz abgesehen von den eigentlichen Sexualvorgängen zu betrachten. Er schränkt daher den Begriff der Parthenokarpie auf diejenigen Fälle der Fruchtbildung ein, die unter Ausschluß jeglicher Bestäubung (und nicht etwa nur unter Ausschluß der Befruchtung) stattfinden, es bleibt dabei „die Keuschheit des Gynaeceums maßgebend, was ja auch schon im Begriffe der ‚Jungfern'-Frucht liegt, und nicht

die aus irgendwelchen Gründen ausbleibende Mutterschaft trotz erfolgter Bestäubung". Die von Noll diskutierte, aber abgelehnte Erweiterung des Begriffes Parthenokarpie ist von Winkler (1908, S. 394) vorgenommen worden. Er übertrug sie auf alle anderen Entwicklungsvorgänge, bei denen eine Fruchtbildung ohne Befruchtung der Eizelle und ohne Existenz eines auf anderem Wege erzeugten Embryos eintritt und definierte Parthenokarpie allgemein „als die Erzeugung von Früchten mit gar keinen oder mit tauben Samen". Sodann unterscheidet Winkler zwischen stimulativer Parthenokarpie, bei welcher die Frucht nur nach Bestäubung mit eigenem, fremdem Pollen, infolge eines Insektenstiches oder einer anderen Reizwirkung entsteht, und vegetativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht ohne Bestäubung und ohne einen erkennbaren anderen äußeren Anstoß gebildet wird. Fitting (1909) hat dagegen die von Noll gegebene Umgrenzung des Begriffes wieder beibehalten, schließt also wiederum diejenigen Fälle aus, bei welchen der Fruchtbildung eine Bestäubung vorausgeht. Außer einer autonomen Parthenokarpie, welche der vegetativen Parthenokarpie Winklers entspricht, unterscheidet er noch eine induzierte oder aitionome Parthenokarpie. Ihr gehören jene Fälle an, in denen die Fruchtbildung weder autonom, noch durch Bestäubung, sondern durch andere Reize (Verwundung, parasitische Pilze, Insektenstich usw.), ausgelöst wird.

Mit Tischler (1912b, S. 1) kann man dahingestellt lassen, ob wirklich wesentliche Differenzen zwischen den verschieden bezeichneten Formen der Parthenokarpie vorhanden sind, „denn die die Fruchtreife auslösenden Faktoren kennen wir noch in keinem Falle und so wissen wir denn auch durchaus nicht, ob die ‚inneren' Reize bei der vegetativen Parthenokarpie nicht auf der Bildung ähnlicher ‚Reizstoffe' beruhen mögen, wie es z. B. die vom ‚äußeren' Reiz des Pollenkorns ausgehenden Stoffe tun, die nur in die Narbengewebe dringen". Im folgenden werden wir, in Übereinstimmung mit den vorstehenden Ausführungen über autonome und induzierte oder stimulative Apogamie, auch von autonomer Parthenokarpie sprechen, wenn die Bildung samenloser Früchte ohne ersichtliche, äußere Einwirkungen vor sich geht, von stimulativer oder induzierter Parthenokarpie, wenn irgendwelche äußere Reize — also auch Bestäubungsreize — die Fruchtbildung auslösen.

Autonome und stimulative Parthenokarpie mit den verschiedensten Reduktionsstadien im Verlaufe der Samenbildung sind besonders unter den Kulturpflanzen weit verbreitet. Neben obligat parthenokarpen Kulturpflanzen gibt es zahlreiche andere, deren Fruchtungsvermögen nicht so extrem entwickelt ist, oder die doch nur

gelegentlich Jungfernfrüchte erzeugen. Diese pflegen von geringerer Größe zu bleiben, sofern sie gleichzeitig mit normal erzeugten, samenhaltigen Früchten zur Entwicklung gelangen, können aber unter bestimmten äußeren Bedingungen denselben in Größe und allen anderen Eigenschaften gleichkommen. Zu den fakultativ parthenokarpen Kulturpflanzen gehören nach den Untersuchungen von Müller-Thurgau (1898 und 1903), Ewert (1906—1910) und Osterwalder (1910) eine große Anzahl Sorten unserer einheimischen Obstbäume, Beerensträucher und Weinreben. Bei der Auslösung ihrer Parthenokarpie scheinen Änderungen in der Zufuhr von Nährstoffen und ihrer Verteilung innerhalb größerer Organe von besonderem Einfluß zu sein. Bei den Versuchen Ewerts mit Stachelbeeren ergab sich z. B., daß bei allen geprüften Sorten normalerweise keine Früchte ohne Bestäubung und Befruchtung gebildet werden. Wurden an größeren Sträuchern einzelne oder alle Blüten einzelner Zweige der Antheren beraubt, mit Gaze umhüllt und so auch vor Fremdbestäubung bewahrt, so welkten sie und fielen nach einiger Zeit ohne Fruchtbildung ab. Dagegen konnte parthenokarpe Entwicklung durch Ringeln oder Brechen von Zweigen veranlaßt werden, deren Blüten vorher kastriert worden waren. Zweifellos bildet die durch den angegebenen Eingriff hervorgerufene Stauung der Nahrungsstoffe die Ursache des abgeänderten Verhaltens. Zu einem positiven Ergebnis kam Ewert auch, wenn er sämtliche Blüten einer Pflanze kastrierte oder nach Kastrierung einer Anzahl Blütenknospen alle übrigen entfernte. Aus diesen Versuchen, sowie übereinstimmenden Ergebnissen an anderen, ebenfalls nur gelegentlich parthenokarpen Pflanzen kann geschlossen werden, daß der Einfluß der Bestäubung und Befruchtung auf das Schicksal des Fruchtknotens durch Änderung seiner Ernährung ersetzt werden kann. Auch bei anderen Beerensträuchern, Obstbäumen und Weinreben ist der Grad der Jungfernfrüchtigkeit verschieden. Die meisten sind, wenigstens bei Fremdbestäubung, zur normalen Samenbildung befähigt.

Obschon auch für diese nur bei Ausschluß einer zur Befruchtung führenden Bestäubung und in der Natur wohl stets nur partiell parthenokarpen Kulturpflanzen hybrider Ursprung außerordentlich wahrscheinlich und vielfach auch nachgewiesen ist, werden wir uns im folgenden nur mit einigen Beispielen konstanter Parthenokarpie eingehender beschäftigen.

Ähnlich wie für die als Parthenogenesis aufgefaßten apogamen und aposporen Fortpflanzungsvorgänge sind auch über das Zustandekommen der Parthenokarpie die verschiedensten Hypothesen und Vermutungen aufgestellt worden.

Am verbreitetsten ist die Ansicht von einer allmählichen Ent-

stehung der Parthenokarpie. Sie geht wohl zurück auf die Studien von Ch. Darwin (1868) über das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation und den von ihm versuchten Nachweis, daß veränderte Lebensbedingungen und auch andere äußere Ursachen das Sexualsystem einer Pflanze zerstören und dieselbe völlig steril machen könnten. Daß durch Außeneinflüsse hervorgerufene Störungen in der sexuellen Sphäre gerade zur Entstehung der Parthenokarpie führen sollten, ist recht schwer vorstellbar. Jede parthenokarpe Pflanze müßte allmählich aus einer ursprünglich geschlechtlich normalen, bestäubungs- und befruchtungsfähigen Stammform entstanden sein und dabei nicht nur wie die Apogamen einen erblichen Verlust normal entwicklungsfähiger Mikrosporen und der Befruchtungsbedürftigkeit ihrer Eizellen, sondern auch der Entwicklungsfähigkeit der Eizellen und der ganzen Samenanlagen erlitten haben. Annahme äußerer Reize als Ursache von Apogamie und Parthenokarpie ist gleichbedeutend mit der Annahme einer progressiven Änderung im Sexualsystem der Apogamen und einer regressiven Änderung in demjenigen der Parthenokarpen als Folge derselben Beeinflussung. Auch für die Erklärung der Parthenokarpie fallen die wichtigsten Schwierigkeiten weg, wenn wir als Ursache ihrer Entstehung hybriden Ursprung annehmen, von welchem wir wissen, daß er für sich allein plötzlich die verschiedensten Reduktionsstadien oder völliges Schwinden der Fertilität auslösen kann.

Die Annahme von Beziehungen zwischen Bastardierung und Parthenokarpie ist keineswegs neu. Bereits in der älteren Literatur ist für eine ganze Anzahl steriler Hybriden, die keine befruchtungsfähigen Embryosäcke zu erzeugen vermögen, die Fähigkeit zur parthenokarpen Fruchtbildung angegeben worden. So schreibt z. B. Gärtner (1849, S. 537): „Diese Eigenschaft (Fruchtungsvermögen) ist sehr ausgebreitet bei den Bastarden, wenn sie auch nicht alle damit begabt sind: so sind doch einige Gattungen besonders dadurch ausgezeichnet, und bei mehreren Arten ist sie in einem vorzüglichen Grade vorhanden. Dieses Vermögen wird besonders bei absolut sterilen Bastarden angetroffen". Besonders vollkommen ausgebildet fand er das Fruchtungsvermögen bei den absolut sterilen Bastarden der Gattungen *Digitalis* und *Dianthus*, während nach seiner Feststellung ihre reinen Arten nach der Kastration diese Fähigkeit entweder gar nicht oder nur in einem sehr geringen Grade besitzen. Focke (1881, S. 480) erwähnt das Vorkommen von äußerlich wohlgebildeten, aber samenlosen Früchten bei den sterilen Bastarden von *Passiflora*, von *Cacteen*, *Cucurbitaceen* und *Orchideen*, und nach Tischler (1912b, S. 62) ließen sich entsprechende Angaben bis auf die neueste Zeit anschließen. So zitiert er noch Angaben von Tschermak über

*Leguminosen*-Bastarde, solche von Kajanus über sterile Hybriden von *Brassica oleracea var. botrytis* × *napus*, sowie diejenigen von Correns über seinen berühmten Bastard *Bryonia alba* × *Br. dioica*, dessen ♀-Exemplare massenhaft kleine, rote Beeren trugen, die aber völlig taub waren. Tischler selbst nimmt allerdings einen meiner Anschauungsweise entgegengesetzten Standpunkt ein und lehnt die Annahme kausaler Beziehungen zwischen Parthenokarpie und Bastardierung ab. Nach seiner Ansicht kann die hybride Natur ebenso wenig zur Erklärung des verstärkten Fruchtungsvermögens herangezogen werden als sie für sich allein die Sterilität spezifisch bedinge. Gegen die Annahme von Bastardierung als Ursache der Parthenokarpie spricht nach ihm auch der Umstand, daß für einige Fälle der stimulativen Parthenokarpie ganz sicher andere Ursachen festgestellt worden sind. So kann, wie er an anderer Stelle anführt, durch die Ustilaginee *Tilletia Tritici* an Stelle der unbefruchteten Samenanlage ein Mycelgeflecht des Parasiten treten und trotzdem die Fruchtbildung später annähernd normal verlaufen. Der gleichen Kategorie stimulativer Parthenokarpie sind auch die Feststellungen einzureihen, daß Fruchtbildung durch Insektenlarven hervorgerufen werden kann, die in den jungen Fruchtknoten schmarotzen. Zwei Fälle seien angeführt.

An einigen Stöcken von *Liparis latifolia*, die er in den Wäldern am Gedeh auf Java gesammelt hatte, fand Treub (1883) Blütenstände, an denen die Fruchtknoten geschlossener Blütenknospen angeschwollen waren. Sie enthielten Samenanlagen, wie sie sonst erst nach der Bestäubung sich entwickeln. Ihre Entwicklung war aber nicht infolge der Bestäubung ausgelöst worden, dagegen waren sie von kleinen Insektenlarven bewohnt, welche dieselbe Wirkung hervorgebracht hatten, die sonst von den Pollenschläuchen ausgeht. „Die letzteren entziehen", wie Göbel (1898, S. 232) in seiner Besprechung obigen Befundes von Treub ausführt, „bei ihrem Wachstum dem Griffel und dem Fruchtknoten die zu ihrer Verlängerung notwendigen Stoffe und bewirken dadurch einen Zufluß von Baustoffen zum Fruchtknoten. Dieselbe Wirkung hatten hier die Larven". Einigermaßen ähnlich, nur weniger auffallend ist nach Göbel die bekannte Tatsache, daß Äpfel, Birnen usw., die von Tierlarven bewohnt sind, früher reifen als andere[1]).

Um Ausbildung eines sonst verkümmernden Organes handelt es sich in dem von Noll (1907a, S. 41) beschriebenen Falle stimulativer Parthenokarpie bei *Cytisus Adami*. Dieser bekannte „Pfropfbastard" ist gewöhnlich steril, die Embryosäcke obliterieren in der großen Mehrzahl der Samenanlagen vollständig,

[1]) Zur Kenntnis weiterer Beispiele induzierter Parthenokarpie vgl. Fitting „Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung" (1909, S. 205).

die jungen Fruchtknoten fallen unentwickelt ab. Dagegen ist Fruchtbildung an den *Laburnum*- und *Purpureus*-Rückschlägen schon lange bekannt und ziemlich reichlich. Nun fand Noll an einem Bäumchen des Poppelsdorfer Versuchsgartens außer Hülsen an den Rückschlägen auch einige kräftig entwickelte *Adami*-Hülsen vor, deren Entwicklung er sorgfältig überwachte, um schließlich festzustellen, daß sie völlig samenlos und von Insektenlarven bewohnt waren, welche in dem die Hülse ganz ausfüllenden, saftigen Parenchym eingebettet waren. Er schloß daraus, daß die ausnahmsweise Bildung solcher Früchte ganz durch den Reiz bedingt gewesen sei, den die in den Fruchtanlagen schmarotzenden Insektenlarven ausgeübt hätten und daß durch diese Reizwirkung die Ausbildung von samenlosen Früchten ermöglicht wurde, „die sonst niemals zu weiterer Ausbildung kommen und ohne diesen eigenartigen Ersatz des Befruchtungsreizes ganz unbekannt geblieben wären“ [1]).

So ist also zunächst Parthenokarpie bei gewissen Bastarden sichergestellt, anderseits auch stimulative Parthenokarpie auf äußere Einwirkungen hin nachgewiesen. Es fragt sich nun, ob auch bei den obligat parthenokarpen Angiospermen unbekannten Ursprunges, also vor allem bei den bereits erwähnten parthenokarpen Kulturpflanzen, irgendwelche Umstände für die Annahme eines hybriden Ursprunges sprechen, und speziell, ob auch in ihrer Entwicklungsgeschichte Vergleichspunkte mit fertilen und sterilen Hybriden einerseits, mit apogamen Pflanzen anderseits vorhanden sind.

Über Entwicklungsgeschichte und Cytologie parthenokarper Pflanzen liegen noch nicht viele Untersuchungen vor. Auch hier sind, wie für die sterilen Bastarde, diejenigen Tischlers die wichtigsten. Er hat bei einzelnen Parthenokarpen die Pollenbildung (1910), bei zahlreichen anderen die Entwicklung der Samenanlagen (1912b) untersucht. Auf die in diesen beiden Studien geschilderten Verhältnisse und ihre zahlreichen Literaturangaben sei als Ergänzung zu den nachfolgenden Ausführungen zum voraus hingewiesen. Ich beschränke mich auf eine genauere Analyse des in cytologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht am besten untersuchten Beispieles, der parthenokarpen Kulturbananen.

## 1. Über die Möglichkeit eines hybriden Ursprunges der Kulturbananen.

Für die zahlreichen Rassen der Kulturbananen ist autonome Parthenokarpie schon lange vermutet worden. Erst d'Angremond (1914, S. 63) hat sie aber für die in Surinam kultivierten Formen

[1]) Seither ist durch Hildebrand (1908) gezeigt worden, daß auch eine normale Befruchtung, allerdings nur außerordentlich selten, an Zweigen mit *Adami*-Blüten erfolgt und einzelne Früchte auch keimfähige Samen liefern.

*Musa paradisiaca L. subsp. sapientum (L.) O. Ktze (Var. Gros-Michel* und *Var. Appelbacove)*, sowie für *Musa Cavendishii Lamb.* einwandfrei experimentell nachgewiesen. Verschiedene samenbildende Bananen bedürfen dagegen zum Fruchtansatz einer normalen Bestäubung. Für eine größere Anzahl von Kulturbananen, ebenso für einige fertile Bananenarten sind die für unsere Betrachtung in Frage kommenden cytologisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse eingehend untersucht.

### a) Bisherige Ansichten über die Entstehung der Kulturbananen.

Im einleitenden Abschnitt seiner „Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens" hat Tischler (1910) auch die Frage nach den Ursachen der Sterilität der Kulturbananen diskutiert. In Übereinstimmung mit der von ihm vertretenen Ansicht, daß die Sterilität der Hybriden keinen prinzipiellen Gegensatz zu einer solchen bei Nicht-Hybriden zu bedeuten brauche, lehnt er (1910, S. 623) die Annahme eines hybriden Ursprunges der Eßbananen ab.

Auch die Annahme einer Entstehung der Sterilität durch Mutation scheint ihm nicht viel zu erklären. Da die Sterilität bei einer großen Anzahl distinkter Rassen vorkomme und bei diesen wiederum nicht nur bei einzelnen Individuen, sondern durchgängig Unfruchtbarkeit herrsche, müßte die Sterilität bedingende Mutation weit rückwärts in die Vergangenheit gesetzt werden. Die Tatsache der Sterilität wäre also damit als „unerklärt" hinzunehmen. Als einzige Möglichkeit, eine unter Umständen aufklärbare Ursache der Sterilität festzustellen, scheint ihm nur die Vorstellung übrig zu bleiben, daß in der Bananen-Kultur die äußeren Bedingungen im Vergleich zu den ursprünglichen Wachstumsbedingungen dieser Pflanzen so verändert wurden, daß es deswegen zu normaler Fruchtbildung nirgends mehr kommen konnte. Er schließt also damit an die Darwinschen Anschauungen über die Bedeutung der „Kultur" als eines die Bildung der Geschlechtsorgane wesentlich beeinflussenden Faktors an und meint, „wenn Kulturpflanzen, wie die Bananen, besonders häufig dieses Schicksal erfahren haben, muß das daran liegen, daß man diese gerade am meisten von den für die Ausbildung sämtlicher Organe optimalen Bedingungen entfernt hat". Er stellt also die Erscheinungen bei *Musa* unter die Rubrik der Beeinflussung durch äußere Agentien. „Experimentell könnte man diese Vermutung durch Versetzen gut fertiler, wilder Spezies unter etwas abweichende Bedingungen beweisen" und damit die Möglichkeit prüfen (1910, S. 655), „ob *Musa*-Arten mit ungestörter Tetradenteilung allein durch ungünstige Außenbedingungen solche Abnormitäten erzeugen können, wie sie etwa bei der Rasse *Kladi*

besonders in Erscheinung treten". Einen Beleg für die Richtigkeit dieser Vermutung sieht er in den Angaben von Sagot (1886) über den Samengehalt der Früchte von *Musa Fehi* auf Tahiti. In den Niederungen soll *M. Fehi* sich wie alle Eßbananen verhalten, d. h. parthenokarp sein. In größerer Meereshöhe gewachsene Früchte dagegen sollen harte, schwarze Samen besitzen, die allerdings in der Regel unvollkommen entwickelt seien, während nach den Mitteilungen von Eingeborenen Stöcke derselben Art, die 1000 bis 1200 Meter über dem Meere wachsen, völlig fertil sein sollen.

In einem kritischen Referat hält Winkler (1911, S. 177) dieses letztere Argument Tischlers für vieldeutig und führt an, daß nach dessen eigenen Ausführungen *Musa basjoo* im Heidelberger Kalthaus, also unter (im Vergleich zum natürlichen Standort) sicherlich ungünstigen Kulturbedingungen, seit Jahren normal blühe und fruchte. Nach seiner Meinung hat Tischler die Ansicht, daß die Kulturbananen ursprüngliche Bastarde seien, ohne zwingende Gründe von der Hand gewiesen.

Nach einem Hinweis darauf, daß eine experimentelle Prüfung des Heterozygotismus der Kulturbananen wegen ihrer Sterilität undurchführbar sei, hatte sich nämlich Tischler über die Annahme von Hybridismus als Ursache der Sterilität folgendermaßen geäußert: „Die Meinung, daß alle Kulturbananen ursprüngliche Bastarde seien, läßt sich allerdings weder widerlegen noch beweisen, da eine experimentelle Prüfung auf ihren Heterozygotismus bei fehlenden Nachkommen nicht vorgenommen werden kann. Aber wenn man bedenkt, daß wohl Jahrtausende schon von Völkern mit primitiver Kultur die Bananen wegen ihrer Früchte angebaut und kunstvolle Bastardexperimente dabei fast sicher ausgeschlossen waren, daß ferner auch die Annahme einer zufälligen Bastardierung in freier Natur nichts für die Erklärung der Sterilität bei den Kulturformen bedeuten kann, da eine so durchgängige Verbreitung allein dieser spontan entstandenen Hybriden überaus unwahrscheinlich gewesen wäre, dann wird man mir wohl zugeben, daß wir mit Bastardeinflüssen bei *Musa* kaum zu rechnen brauchen."

Dem gegenüber verwies nun Winkler darauf, daß die Annahme einer Entstehung steriler Kulturformen nicht notwendigerweise die Ausführung bewußter, komplizierter Bastardierungsversuche zur Voraussetzung habe. „Es ist nun gewiß zuzugeben, daß die Völker, die zuerst die Banane in Kultur nahmen, und die natürlich zunächst samenhaltige Früchte konsumieren mußten, keinerlei komplizierte Bastardierungsversuche anstellen konnten. Die Sache konnte aber doch einfach so verlaufen: wenn in den Dörfern verschiedene aus dem Wald herbeigeholte Arten der wilden Banane nebeneinander gepflanzt wurden, eine Annahme, die nichts Unwahrscheinliches hat,

so war die Möglichkeit einer spontanen Bastardierung gegeben. Waren nun die aus den Bastardkörnern erwachsenden Bananen der $F_1$-Generation steril, aber parthenokarp, so daß sie samenlose Früchte lieferten, so bereitet die Annahme keine Schwierigkeit, daß man die so erhaltenen parthenokarpen Individuen durch Stockausschlag vermehrte, die Kultur der Arten mit samenhaltigen Früchten aber allmählich aufgab. Dieser Vorgang konnte sehr wohl an verschiedenen Orten in gleicher Weise sich ereignen; doch konnte sich wohl auch durch Tausch die Kultur der parthenokarpen Rassen weiter verbreiten. Die Sterilität der Kulturbananen würde sich damit der bei so manchen anderen Bastarden vorkommenden anreihen, und wenn man dazu annimmt, was gewiß nicht unwahrscheinlich ist, daß die $F_1$-Generation der Bananen pleiotyp ist, so ergeben sich damit auch Anhaltspunkte für die sonst sehr rätselhafte Entstehung der zahlreichen Rassen."

Durch die seither erschienenen weiteren Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge bei den Bananen hat sich das Schwergewicht noch mehr zugunsten der Bastardnatur der Eßbananen verschoben. So hält es d'Angremond ebenfalls für unwahrscheinlich, daß die Sterilität der Bananen durch die Kultur hervorgerufen worden sei. Auf Grund seiner langjährigen Erfahrungen als Praktiker der tropischen Bananenkultur ist er der Ansicht, daß die Entstehung samenloser, autonom parthenokarper Bananen durch natürliche Bastardierung nicht erst in der Kultur, sondern wahrscheinlich schon in der Natur erfolgt sein könnte. Entstehung und Verbreitung der autonom parthenokarpen Formen lassen sich nach ihm auch etwa folgendermaßen denken (1914, S. 99): „Entstehen in freier Natur durch Kreuzung Samen, so können diese, noch von der Frucht eingeschlossen, leicht von Tieren (Affen und Vögeln) verschleppt werden und keimen. Ein solcher Bastard könnte sofort steril sein oder völlige Sterilität erst nach wiederholter Bastardierung auftreten. Vom Momente an, wo diese Eigenschaft auftritt, ist infolge der vegetativen Vermehrung durch Sprößlinge ihr Fortbestehen gesichert. Eine baldige ‚Entdeckung' dieser neuen Pflanzenform muß also nicht notwendig angenommen werden. Nur für die ausgiebige Verbreitung scheint der Einfluß des Menschen unentbehrlich gewesen zu sein. Wer nun die Bewohner Javas und Britisch-Indiens kennt, wird wohl beobachtet haben, wie stark der Spürsinn bei diesen Naturvölkern entwickelt ist, speziell für Dinge, die ihnen sofort nützlich sind. Wenn daher einer eine Bananenpflanze gefunden hat, deren Früchte, statt mit harten Samen fast vollständig erfüllt zu sein, nur weiches Fruchtfleisch enthielten, so kann man sicher sein, daß er diese Entdeckung nicht vergessen haben wird. Die Verpflanzung durch Ausstechen der Sprößlinge

wird wohl bald nachgefolgt sein. Und wenn man bedenkt, wie außerordentlich alt diese Kulturpflanze sein muß und wie nützlich sie für viele Tropenvölker ist, so läßt sich die große Ausbreitung schließlich doch verstehen, um so mehr, als mit den großen Wanderungen, die für viele dieser Völkerschaften anzunehmen und tatsächlich noch für die historische Zeit nachgewiesen sind, auch stets ihr Kulturbesitz verbreitet worden ist.“ Die Hypothese vom hybriden Ursprung der Kulturbananen scheint ihm daher durchaus annehmbar und er hält es auch der Mühe wert, auszuprobieren, „ob nicht durch einmalige oder fortgesetzte Kreuzung fertiler Arten eine sterile Banane hervorzubringen wäre.“

Für die Bastardnatur der Eßbananen können nun nach meiner Ansicht vor allem die Ergebnisse der Untersuchungen über die Pollenentwicklung, die Ausbildung der Samenanlagen und des Embryosackes, sowie die Unterschiede in den Chromosomenzahlen der einzelnen Rassen ins Feld geführt werden.

### b) Die Pollenentwicklung der Kulturbananen.

Von den entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen seien zunächst diejenigen der Pollenentwicklung angeführt.

Schon bei der Untersuchung am lebenden Material konnte sich Tischler (1910) davon überzeugen, daß die Pollenentwicklung bei

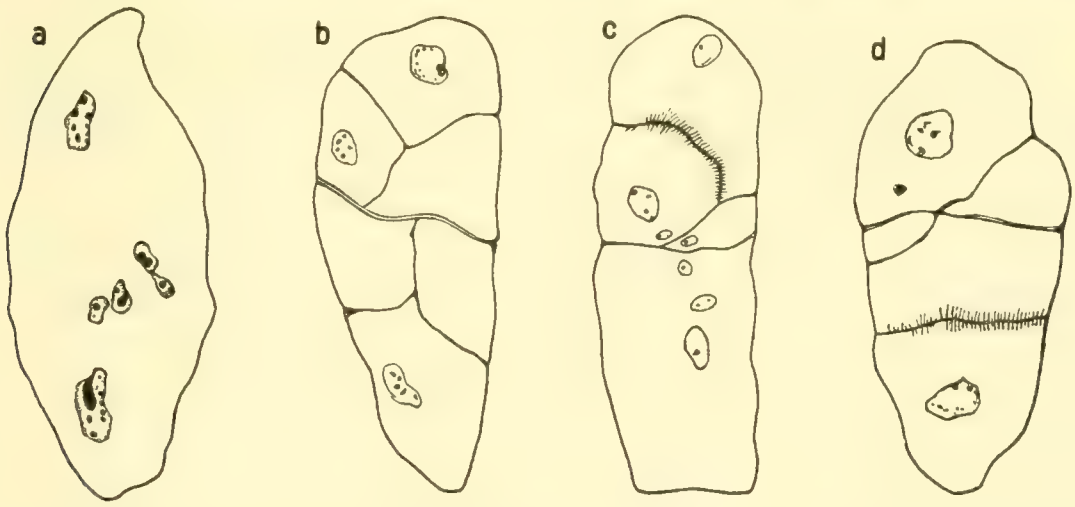



Fig. 116. Stadien aus dem Verlauf der Pollenbildung von *Musa sapientum var. Kladi*. *a* Die aus dem Kern der Pollenmutterzelle durch die erste Teilung hervorgegangenen beiden Tochterkerne nicht durch eine Wand getrennt, in der alten Äquatorialebene 4 Sonderkerne. *b—d* Unregelmäßig entwickelte Pollentetraden mit überzähligen Kernen und Zellen. Nach Tischler (1910, Taf. 30, Fig. 15; Textfig. 3f—h, S. 639).

den meisten Rassen von *Musa sapientum* überaus unregelmäßig verläuft, „jedenfalls viel abnormer als bei sämtlichen der früher von mir studierten sterilen Bastarde“. Daneben ergaben allerdings Keimversuche mit *Musa*-Pollen, daß selbst bei solchen Rassen, deren

Tetradenbildung sehr irregulär ist, noch von einzelnen Körnern eine scheinbar normale Schlauchbildung erzielt werden kann. Bei einigen Formen, wie bei den afrikanischen Rassen „Dole“ und „Tebwa“ wurden sogar schon in den Antheren alle möglichen Keimungsstadien des Pollens angetroffen. Absolute Sterilität braucht also bei all diesen Rassen nicht von vornherein vorzuliegen.

Durch weitere Untersuchungen Tischlers wurde dann festgestellt, daß bei gewissen sterilen Rassen von *M. sapientum* die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen sich annähernd normal abspielt und die Degeneration der Pollenkörner zu verschiedenen Zeiten einsetzt. Von den untersuchten drei Varietäten wies die „Kladi“ die größten Unregelmäßigkeiten auf (vgl. Fig. 116). Sie bestehen in der Hauptsache

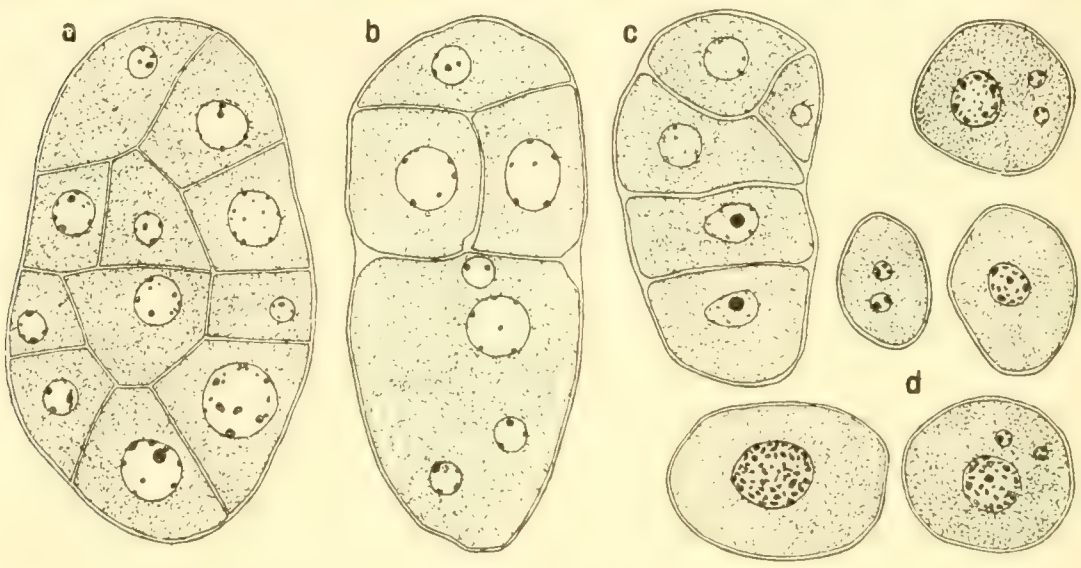



Fig. 117. Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Tetradenteilung in Pollenmutterzellen der Eßbananen „Gros-Michel“ und „Appelbacove“. *a* Tetrade mit 11 Enkelzellen, *b* Tetrade aus vier Zellen, in der untersten derselben vier ungleich große Kerne. *c* Kleine Tetrade mit fünf Enkelzellen. *d* Gruppe junger Pollenkörner kurz nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande. Einige Pollenkörner mit überzähligen Kernen. Nach d'Angremond (1914, Taf. II, Fig. 1, 2, 4 und 6.

darin, daß nach einem verhältnismäßig regulären Verlauf von Synapsis und Prophasen die Spindel der heterotypischen Teilung ausgeprägt multipolar bleibt. Die Spindelfasern erscheinen wie geknickt, die Chromosomen werden nicht normal in die Spindel einbezogen, sondern bleiben vielfach bei der dizentrischen Wanderung zurück und bilden Sonderkerne. Indessen verläuft der Entwicklungsgang der Pollenmutterzellen in derselben Anthere sehr verschieden weit normal und hernach in verschiedenem Grade anormal. Nebeneinander wurden normale Tetraden mit vier Abkömmlingen, Tetraden mit überzähligen, bis zu 10 Zellen gefunden, während in anderen Mutterzellen zwischen den gesonderten Kernen überhaupt

keine Zwischenwände angelegt worden waren. Nach der Lösung des Tetradenverbandes bleibt aber immer nur ein kleiner Prozentsatz der Pollenzellen lebend, füllt sich mit Plasma und Reservestoffen und läßt den Kern zur Bildung des generativen und des vegetativen Pollenkerns nochmals in Teilung treten. Einzelne dieser Körner sehen völlig intakt aus und sind vielleicht noch keimfähig; bei den übrigen dagegen treten Degenerationserscheinungen auf, „ganz denen gleichend, die wir für hybride Pflanzen näher ausgeführt haben".

Bei den von Tischler untersuchten fertilen *Musa*-Arten, *M. Holstii*, *M. ulugurensis* und *textilis* in Amani, *M. coccinea* in Tjibodas auf Java und bei *M. basjoo* aus dem Kalthaus des Heidelberger

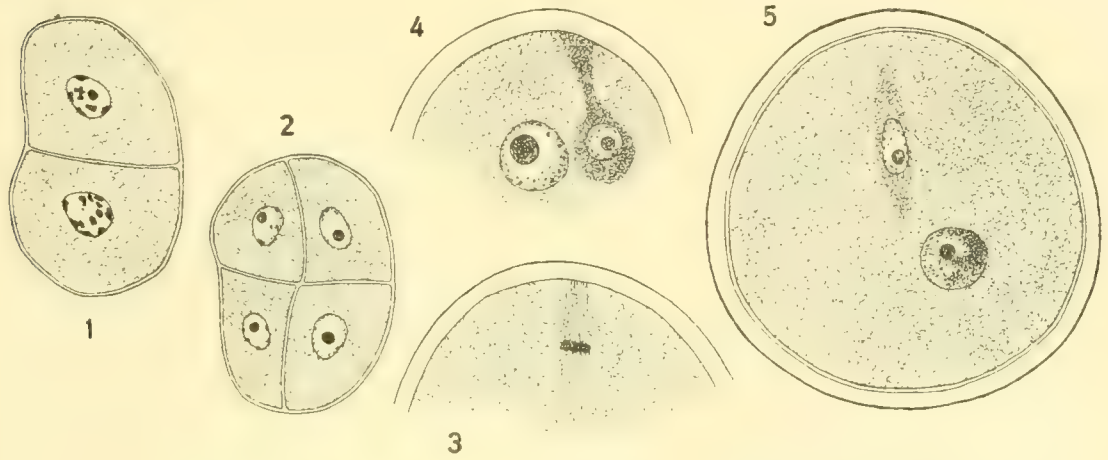



Fig. 118. Stadien aus dem Verlauf der regulären Pollenbildung bei *Musa basjoo*. *1* Zweitochterzellstadium im Verlauf der Tetradenteilung. *2* Pollentetrade. *3* Teilung des progamen Kerns an der Peripherie der isolierten und abgerundeten Pollenkornzelle. *4* Ablösung der generativen Zelle von der Wand des Pollenkorns. *5* reifes Pollenkorn, neben dem großen vegetativen Kern liegt die spindelförmige generative Zelle mit länglich eiförmigem Kern. Nach d'Angremond (1914, Taf. IV, Fig. 6, 8—11, Vergr. 670/1, bei der Repr. auf $^2/_3$ verkleinert).

Gartens, geht die Pollenentwicklung anscheinend völlig normal vor sich. Auch das von d'Angremond auf seiner Plantage in Surinam eingesammelte Untersuchungsmaterial von *M. basjoo Sieb. et Zucc.* und *M. ornata var. chittagong* ergab, im Gegensatz zu den unter gleichen Bedingungen kultivierten Eßbananen (vgl. Fig. 117 u. 118), kaum irgendwelche größere Störungen in der Pollenentwicklung dieser Arten. Zu demselben Ergebnis führte auch seine Untersuchung der Pollenbildung einer *M. basjoo* auf der Isola madre im Langensee und eines Exemplares von *M. Ensete* im Warmhaus des botanischen Gartens in Zürich, also von Pflanzen, die im Vergleich zu den natürlichen Standorten wiederum unter relativ ungünstigen äußeren Bedingungen wuchsen. Alle diese Feststellungen sprechen ebenfalls dafür, daß die cytologischen Unregelmäßigkeiten in den Reifeteilungen

der Pollenmutterzellen der Eßbananen nicht auf äußere Ursachen, sondern eher auf Bastard-Einfluß zurückzuführen sein werden. Zu der gleichen Überzeugung kommen wir auch beim Studium der Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen.

### c) Die Ausbildung der Samenanlagen und des Embryosackes bei Kulturbananen.

In seinen Studien „Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten" ist Tischler (1912b) auf die Bananen zurückgekommen. Bei allen von ihm auf ihre Pollenentwicklung untersuchten sterilen Formen konnte er in einem größeren oder kleineren Teil der Samenanlagen Störungen während der Entwicklung der Embryosackmutterzelle, im Verlauf der Tetradenbildung oder in der Ausgestaltung einer Makrospore zum Embryosack nachweisen. Bei einzelnen Formen, wie z. B. bei den in der Pollenbildung besonders stark geschwächten zeylonischen „Puwalu" und der ostafrikanischen „Kipanji" waren diese Anomalien so häufig, daß überhaupt niemals mehr ein normaler Embryosack konstatiert werden konnte. Sehr eingehend sind die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen einiger Kulturbananen von d'Angremond studiert und mit denjenigen fertiler Formen verglichen worden. Im nachfolgenden seien die von ihm im Entwicklungsverlauf der „Appelbacove" und von „Gros-Michel" festgestellten Abweichungen erwähnt.

Bei „Appelbacove" zeigt die Embryosackmutterzelle einer Anzahl von Samenanlagen einen scheinbar normalen Verlauf der Tetraden- und Reduktionsteilung. Der Embryosack geht aus der untersten der vier Tetradenzellen hervor und wächst zunächst unter Verdrängung seiner drei Schwesterzellen, erst später auch unter Verdrängung und Auflösung von Nucellusgewebe heran. In zahlreichen Samenanlagen aber spielen sich die Entwicklungsvorgänge anormal ab. In der Regel beginnen dabei die Unregelmäßigkeiten schon im Verlauf der Tetradenteilung, im ersten oder zweiten Teilungsschritt derselben und werden eingeleitet durch ungleiche Verteilung der Chromosomen in der längsgestreckten Spindel. Einzelne Chromosomen oder Gruppen solcher bleiben im Verlaufe der Teilung zurück oder werden versprengt und bilden kleine Sonderkerne. Als Resultat dieser Teilungen treten unregelmäßige Tetraden auf, die gleich denjenigen der Pollenmutterzellen der bereits genannten anderen Formen sehr häufig bis gegen 10 Kerne, Amitosen, unregelmäßige Anordnung der Tetradenzellen oder auch überzählige Zellteilungen aufweisen. Eine Anzahl der von d'Angremond gegebenen Beispiele sind in Fig. 119 zusammengestellt. Die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen desselben Fruchtknotenfaches

gehen dabei recht weit und vielfach bedeutend stärker auseinander als in den Pollenfächern derselben Pflanze. In einem kleinen Stücke eines Fruchtknotens wurden z. B. folgende Stadien in regelloser Aufeinanderfolge angetroffen:

Embryosackmutterzellen mit ruhendem Kern oder Synapsisstadium.
unregelmäßig verlaufende heterotypische Teilungen,
Bildung der Tochterkerne und Bildung der Zellplatte,
zwei Tochterzellen,
Tetraden aus vier und fünf Zellen bestehend,
einkernige Embryosäcke,
Embryosackzellen im Begriffe, die Schwesterzellen zu verdrängen,
zweikernige Embryosäcke.

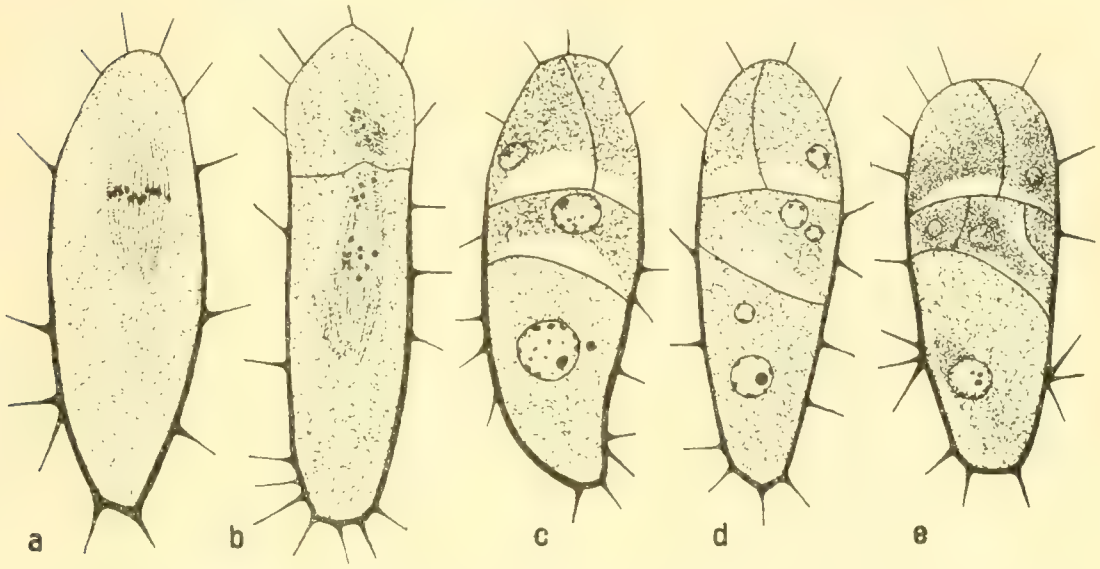



Fig. 119. Normale und anormale Stadien aus dem Verlaufe der Tetraden- und Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle in Samenanlagen der Eßbanane „Appelbacove". *a* Ziemlich regelmäßige heterotypische Teilung in der Embryosackmutterzelle, Teilungsfigur der Mikropylarseite der Zelle genähert. *b* Unregelmäßige homöotypische Teilung in den beiden Tochterzellen, Teilungsfigur in der oberen (kleineren) Zelle schief getroffen, in der unteren Zelle sind vier Chromosomen bereits am einen Pol angelangt, während die anderen noch in der Nähe der Äquatorialebene liegen. *c* Ziemlich regelmäßige Tetrade von vier Enkelzellen (Makrosporenzellen), von denen die unterste zum Embryosacke weiterzuwachsen beginnt. *d* Unregelmäßige Tetrade, die zwei unteren Zellen je mit zwei verschieden großen Kernen. *e* Anormale Tetrade aus 6 Zellen, die zur Weiterentwicklung bestimmte unterste Zelle nimmt schon auf diesem Stadium mehr als die Hälfte des Raumes der früheren Embryosackmutterzelle ein. Nach d'Angremond (1914, Taf. II, Fig. 12, Taf. III, Fig. 2, 4, 6 und 9).

Bei beiden untersuchten Formen konnte indessen gelegentlich auch völlig normaler oder fast normaler Verlauf der Tetraden- und Reduktionsteilung festgestellt werden, welchem bei der „Appelbacove" häufiger, bei „Gros-Michel" seltener eine ziemlich normale Ent-

wicklung der untersten Tetradenzelle zum achtkernigen Embryosacke mit offenbar befruchtungsfähiger Eizelle nachfolgen kann. Die große Mehrzahl der Samenanlagen allerdings stellt noch

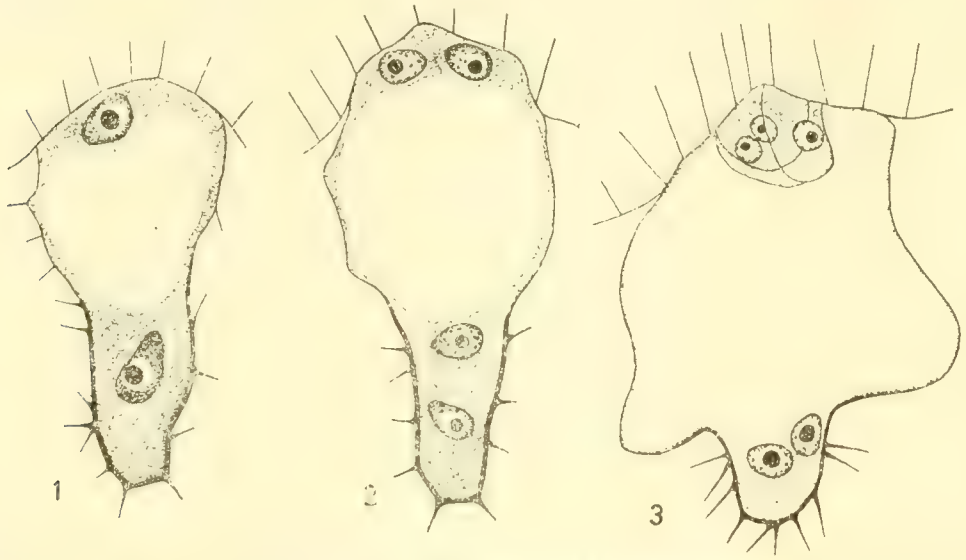



Fig. 120. Stadien aus dem Entwicklungsgang des Embryosackes der gelegentlich samenbildenden *Banane „Appelbacove"*. *1* Zweikerniger Embryosack mit bipolarer Lagerung des Plasmas und der Kerne. *2* Vierkerniges Stadium. *3* Embryosack mit Eiapparat und 2 Antipodenkernen. Nach d'Angremond (1914, Taf. VII, Fig. 3, 4 und 6. Vergr. 670/1, bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkl.).

während der Embryosackentwicklung ihre Weiterentwicklung ein. Da bei den von d'Angremond und Tischler untersuchten Eßbananen auch stets ein geringer Prozentsatz des Pollens auskeimt, ist immerhin eine gelegentliche Befruchtung und Samenbildung bei diesen Kulturrassen nicht ausgeschlossen.

### d) Die Chromosomenzahlen von wilden und Kulturbananen.

Die Gattung *Musa* weist in ihren Arten, Varietäten und Rassen nach den Untersuchungen von Tischler und d'Angremond in bezug auf ihre Chromosomenzahlen eine Mannigfaltigkeit auf, wie sie bis in die neueste Zeit noch in keinem anderen Formenkreis gefunden worden ist. Die beiden von d'Angremond untersuchten samenbildenden „wilden" Bananen, die asiatische *M. basjoo* und die aus Südamerika stammende *M. ornata var. chittagong* führen diploid 22, haploid 11 Chromosomen. Für andere fertile Bananen sind leider bis jetzt die Chromosomenzahlen noch nicht bestimmt[1]). Bei den der „Sammelart" *M. sapientum* zugerechneten Eßbananen sind dagegen folgende Chromosomenzahlen festgestellt worden:

[1]) Für „Musa rosea", von der mir nicht bekannt ist, ob sie den samenbildenden oder den parthenokarpen Arten oder Rassen zuzurechnen ist, gibt Tischler (1914) die haploide Chromosomenzahl zu 7—8 an.

| | Chromosomenzahl im Sporophyt | Chromosomenzahl im Gametophyt | Autoren |
|---|---|---|---|
| M. sapientum var. „Kladi" (Java) . . | 48 | 24 | Tischler 1910 |
| „ „ „ „RadjahSiam"(Java) | 32 | 16 | Tischler 1910 |
| „ „ „ „Gros-Michel" . . | 32 | 16 | d'Angremond 1914 |
| „ „ „ „Appelbacove" . . | 22—24 | 11—12 | d'Angremond 1914 |
| „ „ „ „Dole" (Afrika) . . | 16 | 8 | Tischler 1910 |

Über die Ursachen dieser Verschiedenheit in den Chromosomenzahlen können natürlich, so lange die Verwandtschaftsverhältnisse

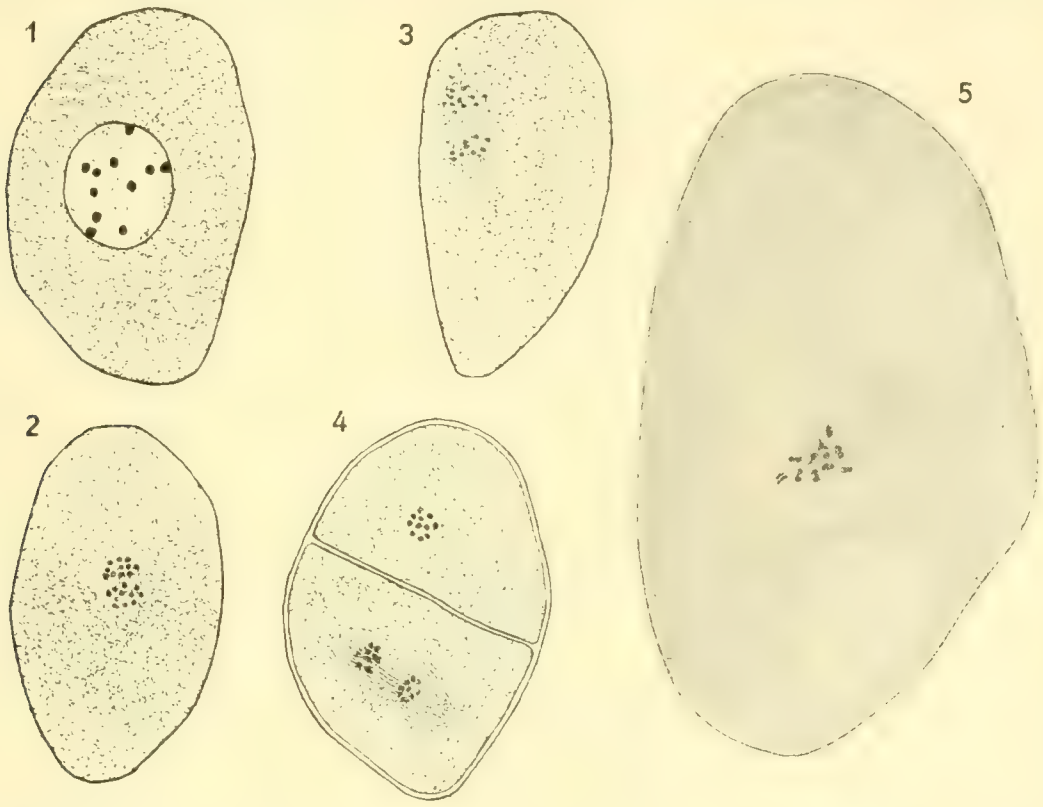



Fig. 121. Chromosomenzahlen von *Musa basjoo*. *1* Pollenmutterzelle im Diakinesestadium mit 11 Gemini. *2* und *3* Stadien aus dem Verlaufe der dizentrischen Wanderung der Chromosomen im ersten Teilungsschritt, beiderseits je 11 Chromosomen. *4* Homöotypische Teilung in den beiden Tochterzellen, die beiden Spindeln senkrecht zueinander, in dem vom Pol aus sichtbaren Tochteraster wiederum 11 Chromosomen. *5* Äquatorialplatte in einer Pollenmutterzelle, 11 Doppelchromosomen, von denen die meisten die beiden einfachen Chromosomen deutlich erkennen lassen. Nach d'Angremond (1914, Taf. IV, Fig. 2, 4, 7. Vergr. 670/1 und Taf. VIII, Fig. 7. Vergr. 1000/1.)

der einzelnen Eßbananen untereinander und vor allem ihre Beziehungen zu den fertilen Arten nicht besser bekannt sind, nur vage Vermutungen geäußert werden. Tischler ist der Ansicht, daß die im Vergleich zu „Dole" verdoppelten und verdreifachten Chromosomenzahlen der Varietäten „Radjah Siam" und „Kladi" nicht auf sexuellem Wege entstanden seien, „sondern infolge einer Ver-

doppelung, bzw. Verdreifachung der Chromosomen in gewissen somatischen Zellen ihren Ursprung nahmen". Die Bildung einer bivalenten Rasse aus einer univalenten könnte nach seiner Ansicht „durch Monaster oder auch nur durch eine überzählige Längsspaltung in den Chromosomen vor sich gehen, die trivalente ebenso durch zwei Spaltungen außerhalb der einen normalen entstanden sein". Er führt weiter noch die Möglichkeit an, daß die chromosomenärmeren Rassen sekundär aus den chromosomenreicheren entstanden sein könnten; doch spreche dagegen der Umstand, daß Störungen in der Pollenentwicklung bei var. „Dole" am wenigsten, bei der hochchromosomigen var. „Kladi" dagegen am häufigsten und stärksten seien, also offenbar mit steigender Chromosomenzahl zuzunehmen scheinen. Auch d'Angremond hat gefunden, daß die chromosomenreichere „Gros-Michel" gegenüber der „Appelbacove" stärkere und häufigere Degenerationsstadien der Samenanlagen aufweist. Es sind also offenbar die chromosomenärmeren Rassen zum mindesten nicht aus den chromosomenreicheren ableitbar. Das Umgekehrte wäre eine, aber nicht die einzige Möglichkeit der Entstehung chromosomenreicherer Rassen. Die von Tischler vorausgesetzte Möglichkeit von Chromosomenverdoppelungen in vegetativen Organen und die Bildung polyploider Rassen auf vegetativem Wege ist, besonders nach den neuesten Untersuchungen von Winkler (1916), auch für die Bananen sicher im Auge zu behalten. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß, wie auch Tischler anzunehmen scheint, von bereits parthenokarpen Formen ausgehend, andere mit abweichenden Chromosomenzahlen entstanden sind, und auch in Zukunft, vielleicht auch experimentell, erzeugt werden können.

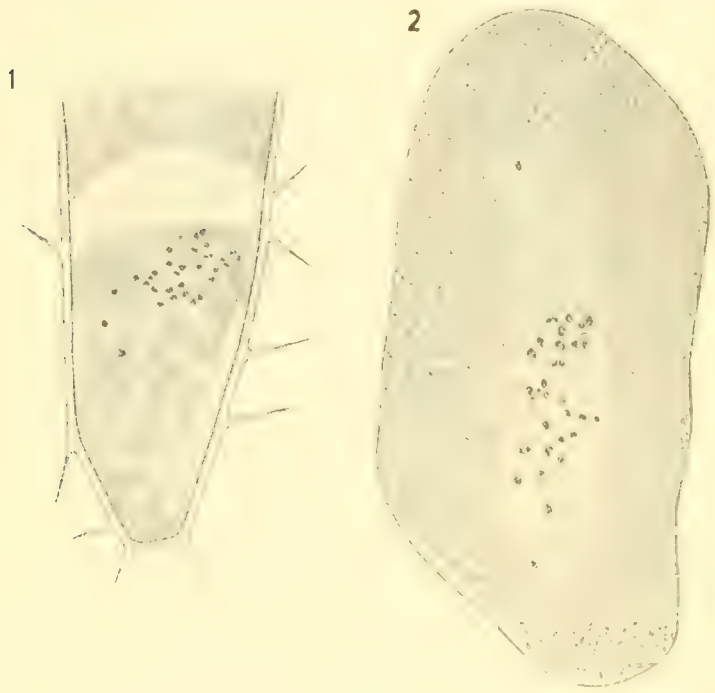



Fig. 122. Chromosomenzahlen von *Musa sapientum „Gros-Michel"*. *1* untere Embryosacktochterzelle mit abnormer, homöotypischer Teilung, in der gebogenen Spindel sind 32 Chromosomen zählbar. *2* Pollenmutterzelle mit abnormer heterotypischer Teilung mit 32 Chromosomen. Nach d'Angremond (1914, Taf. VIII, Fig. 5 und 6). Vergr. 1000/1.

Wie mir scheint, kommen wir aber auch hier mit der Annahme gleichzeitiger Entstehung von Parthenokarpie und Abänderung der

Chromosomenzahlen besser zum Ziel. Mit der Parthenokarpie kann auch die Verschiedenheit in der Chromosomenzahl der Eßbananen eine Folge ihres hybriden Ursprungs sein. Ausgehend von fertilen Formen mit den der Eßbanane „Dole" entsprechenden Chromosomenzahlen (diploid 16, haploid 8) würde ein der Chromosomenverdoppelung bei einzelnen Apogamen und den *Gigas*-Formen von Oenotheren und Primeln entsprechender Vorgang zur Chromosomenzahl von „Gros-Michel" oder „Radjah Siam" führen. Dispermatische Befruchtung könnte Formen schaffen, welche etwa wie *Musa sapientum* „Appelbacove" diploid 22—24, haploid 11—12 Chromosomen aufweisen. Dispermatische Befruchtung mit nachfolgender Längsspaltung der Chromosomen in der Keimzelle oder Wiedervereinigung von zwei triploiden Tochterkernen würde eine der var. „Kladi" entsprechende Chromosomenzahl von 48 im Sporophyten, 24 Gemini bei den Reduktionsteilungen und 24 Einzelchromosomen in den Kernen des Gametophyten erzeugen.

Der Möglichkeit, die Abnormitäten der Pollenbildung von *Musa* auf Bastardeinfluß zurückzuführen, scheint Tischler der Umstand entgegenzustehen, daß schon früher für Nichthybriden ähnliche Erscheinungen beschrieben worden sind. Ähnliche „Tetraden" waren von Wille bei *Azalea indica, Begonia spec,. Lonicera coerulea*, von anderen Autoren bei *Fuchsien* und *Agaven* gefunden worden und vor allem für *Hemerocallis fulva* eingehend von Juel (1897) untersucht worden. Da nach Rosenberg auch die in starkem Maße der Apogamie und hybriden Ursprungs verdächtigen *Rosa canina persalicifolia* und *R. glauca Afzeliana var. dilatans* ähnliche Mißbildungen des Pollens mit Sonderkernen aufweisen, wäre meines Erachtens die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß auch in all den genannten Fällen nicht reine Arten, sondern Bastarde oder Nachkommen von Bastarden untersucht worden sind.

Mit den vorstehenden Ausführungen dürfte gezeigt sein, daß die Vorgänge der Pollen- und Embryosackentwicklung bei den Kulturbananen zahlreiche Anklänge an diejenigen bei den Apogamen und den sterilen Bastarden zeigen. Auch die Verschiedenheit der Chromosomenzahl der einzelnen Rassen könnte auf denselben Vorgängen beruhen, welche wir zur Erklärung der Chromosomenverdoppelung und -vervielfachung bei Apogamen angenommen haben und welche für die infolge Mutation oder Bastardierung entstandenen *Gigas*-Formen zum Teil nachgewiesen worden sind. Alle drei Gruppen von Erscheinungen sprechen durchaus für die von Winkler und von d'Angremond ausgesprochene Vermutung vom hybriden Ursprung der Eßbananen, gegenüber welcher sich übrigens auch Tischler in neuester Zeit (vgl. 1914, S. 871) nicht mehr so ablehnend wie früher verhalten hat.

### e) Die Möglichkeit der Befruchtung und Kreuzung von Kulturbananen.

Eine ganze Anzahl teils entwicklungsgeschichtlicher, teils experimenteller Resultate zeigen, daß Befruchtungs- und Kreuzungsversuche in der Verwandtschaft der autonom parthenokarpen *Musa*-Arten und Varietäten lange nicht so aussichtslos sind, wie etwa erwartet werden könnte.

Tischler hat schon 1912 gefunden, daß, entgegen den anfänglichen Erwartungen, nicht nur bei den wilden *Musa*-Arten normale Befruchtung und Endospermbildung erfolgt, sondern ausnahmsweise auch bei den für total steril gehaltenen Kulturrassen der *M. sapientum* möglich ist. Er hat bei den javanischen Eßbananen „*Radjah Siam*“, „*Radjah Sereh*“ und der Var. „*Njonja Bali*“ hie und da normale Embryosäcke festgestellt, die mit denjenigen der reichlich samenbildenden *Musa coccinea* durchaus übereinstimmten, und in zwei

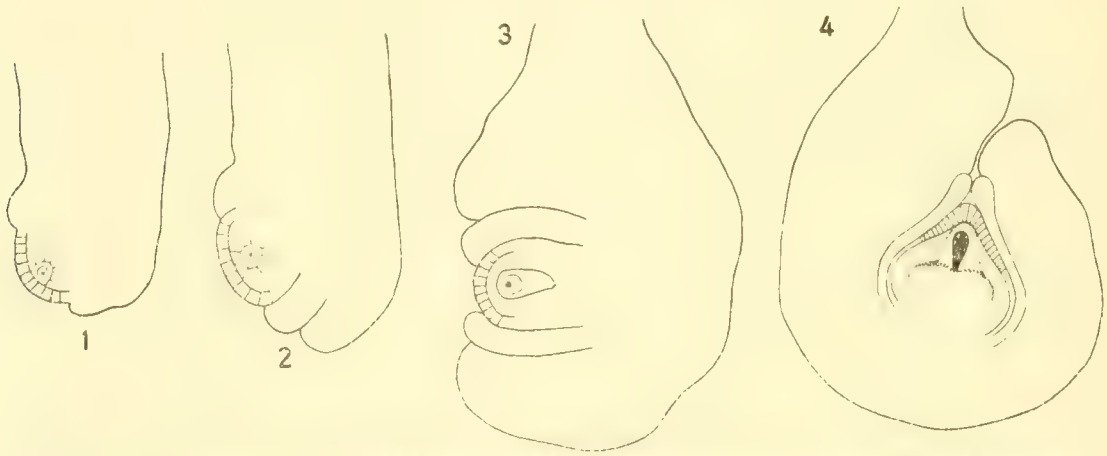



Fig. 123. Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Musa paradisiaca var. sapientum „Appelbacove“* und *„Gros-Michel“*. *1* und *2* junge Stadien mit Beginn der Integumentbildung und der anatropen Krümmung. *3* Integumente über den Scheitel des Nucellus vorwachsend. *4* anatrope Krümmung und Bildung des Mikropylenkanales vollzogen. Nach d'Angremond (1914, Fig. 8—11, S. 29 30).

Samenanlagen von *Radjah Siam* auch befruchtete Embryosäcke entdeckt. Er erwähnt weiter, daß diese Sorten, im besonderen wieder „Radjah Siam“, relativ häufig anscheinend gute Samen hervorbringen, von denen nach den Erfahrungen Went's einzelne keimbar sind.

D'Angremond hat bei seinen Bestäubungsversuchen an verschiedenen Bananensorten in Surinam festgestellt, daß Bastardierungen zwischen Eßbananen und wildwachsenden samenbildenden Arten möglich sind. Es gelangen ihm Kreuzungen von *M. sapientum „Gros-Michel“* (mit haploid 16 Chromosomen) ♀× *M. ornata var. chittagong* ♂ oder *M. basjoo* ♂, die beide haploid 11 Chromosomen führen. Der Erfolg der Kreuzung war allerdings

ein spärlicher. Aus 1539 bestäubten Blüten erhielt er bloß vier Samen. Zu etwas besseren Resultaten führte die Kreuzung von *M. sapientum var. „Appelbacove“* (mit haploid 11—12 Chromosomen) ♀ × einer der beiden genannten „wilden“ Arten. Sie ergab auf 1156 Blüten 38 volle und 10 taube Samen. Die tauben Samen bestanden ausschließlich aus der gelb gebliebenen, wenig harten, pergamentartigen Samenschale. Von den dunkelschaligen, harten Samen wurde nur einer mikroskopisch untersucht. Er enthielt ein völlig normal entwickeltes Endosperm und einen Embryo. Alle anderen Samen wurden zur Keimung ausgelegt. Die Entwicklung derselben wurde leider, wie sich nachträglich herausgestellt hat, infolge ungünstiger Wahl des Keimbeetes nicht erreicht.

Die eben angeführten Ergebnisse zeigen, daß experimentelle Studien zur Feststellung der Ursachen von Sterilität und Partheno-

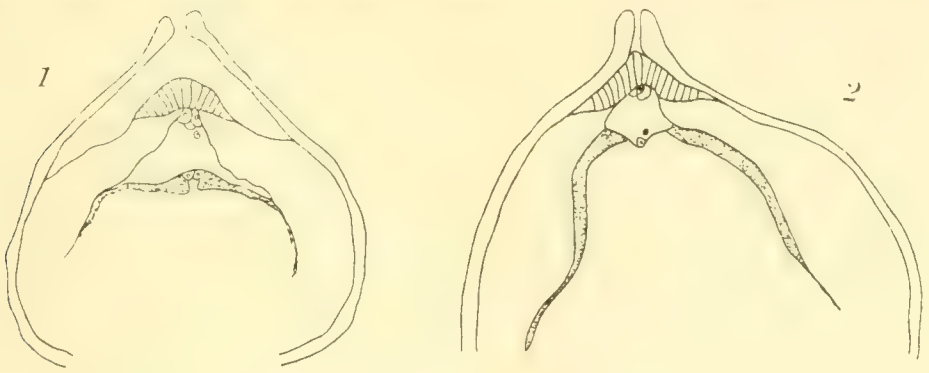



Fig. 124. Ältere Samenanlagen von *Musa*-Arten mit beginnender Zellauflösung im Nucellus. *1* Samenanlage mit achtkernigem Embryosack von *Musa coccinea*. *2* Samenanlage mit normal entwickeltem Embryosack von *M. sap. „Radjah Siam“*. In den punktierten Partien hat die Auflösung des Nucellusgewebes eingesetzt. Nach Tischler (1912, Fig. 9, S. 46, Fig. 13, S. 50). Vergr. 100/1.

karpie also nicht unmöglich sind. Gewiß wird der Nachweis des hybriden Ursprunges der Kulturbananen wie der anderen sterilen oder parthenokarpen Kulturpflanzen nicht leicht sein. Die Möglichkeit ist eben nicht ausgeschlossen, daß sie durch Bastardierung nicht plötzlich, sondern erst durch zahlreiche Wiederholungen während Jahrhunderten oder Jahrtausenden den jetzigen völlig sterilen Zustand erreicht haben. D'Angremond (l. c. S. 101) hat bereits die Wege vorgeschlagen, welche die Bedeutung der Hybridation für die Entstehung der Eßbananen nachweisen lassen, und in Aussicht gestellt, dieselben nach seiner (inzwischen erfolgten) Rückkehr in die Tropen gelegentlich einzuschlagen. Er will die Möglichkeit prüfen, durch einmalige oder wiederholte Kreuzung fertiler oder nur teilweise steriler Bananen total sterile nach Art der gewöhnlichen Eßbananen zu erzeugen oder den Sterilität und Parthenokarpie fördernden Einfluß der Bastardierung

wenigstens prinzipiell nachzuweisen. Dann nimmt er in Aussicht, nach einer Varietät der Eßbananen zu suchen, bei welcher Pollen und Embryosack noch möglichst normal sind, hier durch Selbstbefruchtung eine $F_1$-Generation zu erzielen und dieselbe auf Homo- oder Heterotypie hin zu untersuchen, um damit Anhaltspunkte zur Entscheidung über die Hybridnatur der Ausgangsform zu gewinnen.

### 2. Befunde bei anderen parthenokarpen Pflanzen.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Bananen könnten, soweit sich auf Grund der vorliegenden Literatur beurteilen läßt, bei den Zuckerrohr-Sorten vorliegen.

Im Gegensatz zu der früher verbreiteten und sich auf die fast ausschließlich vegetative Vermehrung des Zuckerrohrs im Plantagenbetrieb gründenden Ansicht, das Zuckerrohr bringe keine Samen hervor, hat Wakker (1896, S. 37) nachgewiesen, daß wilde und halbwilde Formen des Zuckerrohrs kein ungewöhnliches Verhalten in der Fortpflanzung aufweisen. Bei dem „Cheribon"-Rohr dagegen fand er sehr spärliche Pollenbildung. Die meisten Pollenkörner waren ganz geschrumpft, auch die bestentwickelten enthielten nur einen dünnen Plasmawandbelag mit dem Zellkern. Samen dieser Sorte sind außerordentlich selten und von 48 zur Keimung ausgelegten Blütenrispen erhielt Wakker keine einzige Keimpflanze. Bei der Pollenbildung der Rasse „Baida" bleibt die Entwicklung schon während der Teilungen in den Pollenmutterzellen stehen, die Pollen-Spezialzellen trennen sich nicht mehr völlig voneinander, sondern bleiben zu zwei oder vier zusammen. Sie nehmen auch, gleichviel ob lebend oder tot, die sonderbarsten eckigen Formen an und trocknen schließlich aus. Eine noch weitergehende Verkümmerung fand Wakker bei der Rasse „Banka Rottan", bei der schon meist die ganzen Staubbeutel taub waren. Die Blüten einiger anderer Rassen schließlich enthielten keine Fortpflanzungsorgane mehr. An deren Stelle war innerhalb der beiden äußersten Spelzen nur noch ein zylindrisches, unregelmäßiges Gebilde zu finden, das eine Anzahl Häutchen und Fädchen, die letzten Reste der Staubblätter und Griffel, trug. Bei einer letzten Gruppe von Sorten endlich bleibt nach Wakker schon der ganze Blütenstand in Form und Aufbau auf einem frühen Jugendstadium zurück. Seine Blüten werden nicht mehr erzeugt und der Blütenstand selbst bleibt gewöhnlich in der obersten Blattscheide verborgen. Die 200—300 Zuckerrohr-Varietäten, die Wakker an der Versuchsstation zu Pasoeroean (Java) untersuchen konnte, bildeten also in bezug auf sexuelle Fortpflanzung Glieder einer kontinuierlichen Reihe zwischen normaler Fertilität und völliger Sterilität. Dennoch wird man dem

Schluß Wakkers nicht zustimmen können, wenn er schreibt: „Beim Zuckerrohr liegt eine Verkümmerung der Fortpflanzungsorgane vor, die sicher nicht direkt durch die Kultur verursacht und ebensowenig absichtlich durch den Menschen gezüchtet worden ist. Daher glaube ich denn auch, in dieser Verkümmerung unzweifelhafte Merkmale einer Degeneration sehen zu müssen". Eventuell kann seiner Ansicht nach die während langer Zeit geübte Auswahl von vegetativ gebliebenen Stöcken zur Abgabe von Stecklingen die Ursache des Nichtblühens, jedoch nicht der monströsen Ausbildung der Blüten oder des Fehlschlagens des Pollens sein.

Auch hier haben zum Studium der Ursachen der Sterilität sorgfältige Selektionsversuche und hernach Bastardierung zwischen morphologisch und cytologisch in mehreren Generationen genau untersuchten und konstant befundenen Individuen oder Klonen einzusetzen. Es erscheint mir nicht zweifelhaft, daß solche Versuche zu ähnlichen Ergebnissen führen, wie bei den Bananen, ja vielleicht noch rascher als dort zum Ziel führen werden.

Nach der eingehenden Behandlung der Kulturbananen und obigen Ausführungen über die Zuckerrohr-Sorten sei auf die weiteren Beispiele parthenokarper Pflanzen, die sich zu ähnlichen Untersuchungen eignen könnten, nur kurz verwiesen. Von ihren entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen sind am eingehendsten diejenigen der Samenanlagen untersucht worden. Auch alle anderen parthenokarpen Pflanzen verhalten sich in bezug auf Anlage und Entwicklungsgrad der Samen verschieden. Nach den Untersuchungen von Tischler (1912b) und der von ihm gegebenen Zusammenstellung sind in dieser Hinsicht zwei Gruppen von parthenokarpen Pflanzen zu unterscheiden.

Die Vertreter der einen weisen keine oder nur noch verkümmerte Samenanlagen auf, während diejenigen der zweiten Gruppe Samenanlagen mit scheinbar normalen Embryosäcken entwickeln. Einzelne Pflanzen der letzteren Gruppe stimmen wieder darin überein, daß während der Fruchtbildung sämtliche Elemente der Samenanlagen degenerieren. Dies gilt für *Mühlenbeckia platyclados*, *Pirus Malus*, manche Rassen von *P. communis*, *Vitis vinifera*, *Prunus Cerasus*, *Prunus Padus* und Verwandte, *Diospyros Kaki* usw. Andere zeichnen sich durch die Umbildung der Integumente zur Samenschale aus, während alle inneren Teile der Samenanlagen zugrunde gehen, so daß häufig völlig ausgewachsene, aber leere, sogenannte taube Samen entstehen (z. B. *Ananassa sativa* in einigen Varietäten, *Carica cauliflora* und *Carica Papaja*, einige Rassen von *Vitis vinifera* und *Pirus communis*). Bei einer letzten Gruppe endlich geht in den normal beschaffenen Embryosäcken nur die Eizelle

zugrunde. Dagegen findet eine Entwicklung des Endosperms statt, so daß sich die Samen dieser Pflanzen von normalen nur durch das Fehlen eines Embryos unterscheiden. Dieses Verhalten ist z. B. bei einigen Sorten von *Ficus Carica,* bei *Diospyros virginiana,* einigen *Ananas*-Arten usw. festgestellt worden. Bei den letzteren kombinieren sich mit den Vorgängen der Endospermbildung eigentümliche und zum Teil an die Erscheinungen der Nucellarembryonie (vgl. S. 466) erinnernde progressive Änderungen im Nucellus, d. h. einem weiteren Teil des Sporophyten.

Der Überblick über die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten der Samenanlagen parthenokarper Pflanzen ergibt also die bemerkenswerte Tatsache, daß von den extremsten Fällen der Parthenokarpie aus, d. h. von Pflanzen, welche überhaupt keine Samenanlagen mehr bilden und bei denen auch der Stempel nur noch in Rudimenten oder gar nicht mehr vorhanden ist, eine fast lückenlose Reihe von Zwischenformen bis zu solchen Fruchttypen aufgestellt werden kann, die sich von denjenigen apogamer Pflanzen nur durch das Fehlen eines Embryos in den sonst mit allen anderen Bestandteilen ausgerüsteten Samen unterscheiden. Doch ist nicht zu übersehen, daß wir in dieser Reihe weder eine aufsteigende noch eine absteigende Entwicklungsreihe haben, deren Endglieder durch Apogamie und typische Parthenokarpie gegeben wären. Ein Hauptunterschied bleibt eben zwischen den beiden Erscheinungen, sofern künftige Untersuchungen uns darüber nicht noch anders aufklären, bestehen: die verschiedene Chromosomenzahl der Gametophyten, welche auf die Durchführung der Reduktionsteilung im einen (Parthenokarpie), ihr Ausbleiben im anderen Falle (Apogamie) zurückzuführen ist.

### 3. Zusammenfassung und Thesen.

Die bis jetzt im Vordergrund stehende Annahme einer allmählichen Entstehung der Parthenokarpie fußt auf der alten, aber nicht einwandfrei gesicherten Ansicht, daß veränderte Lebensbedingungen, also vor allem die „Kultur“ nicht nur das Sexualsystem einer Pflanze in starkem Maße beeinflussen, sondern auch völlig zerstören und damit zu völliger und erblicher Sterilität führen könnten. Mutationsvorgänge sind bis jetzt weniger für die Entstehung der Sterilität und Parthenokarpie selbst als für die Bildung zahlreicher Rassen der steril gewordenen Formen angenommen worden. Als bedeutungsvoll für die Entstehung von obligater Parthenokarpie ist auch schon der Umstand bezeichnet worden, daß in einigen Fällen stimulative Parthenokarpie als Folge äußerer Einwirkungen (z. B. Entwicklung

eines Mycelgeflechtes an Stelle unbefruchteter Samenanlagen, Entwicklung von Insektenlarven im Innern eines Fruchtknotens) festgestellt werden konnte. Doch liegen keine Anhaltspunkte dafür vor, daß auch Fälle konstanter oder erblicher Parthenokarpie auf solche Einflüsse zurückzuführen sind.

Am einfachsten gestaltet sich die Erklärung der Parthenokarpie, wenn als Ursache ihrer Entstehung hybrider Ursprung angenommen wird, von welchem bekannt ist, daß er für sich allein nicht nur die verschiedensten Reduktionsstadien in der Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Geschlechtszellen, sondern auch völliges Schwinden der Fertilität auslösen kann. Für die Existenz kausaler Beziehungen zwischen dem Übergang normalgeschlechtlicher Pflanzen zur Parthenokarpie und Bastardierungsvorgängen sprechen die folgenden Tatsachen und Überlegungen:

1. Für zahlreiche sterile Hybriden ist die Fähigkeit zur Bildung von äußerlich wohl gebildeten, aber samenlosen Früchten, also zu autonomer oder induzierter parthenokarper Fruchtbildung sicher festgestellt.

2. Für den hybriden Ursprung obligat parthenokarper Pflanzen, im besonderen einer größeren Anzahl von Kulturpflanzen, spricht die Ähnlichkeit ihrer entwicklungsgeschichtlichen und cytologischen Verhältnisse (Entwicklung des Pollens, Verhalten der Samenanlagen, im besonderen der Embryosackentwicklung, Variabilität der Chromosomenzahl ihrer Rassen und Varietäten) mit denjenigen fertiler und steriler Hybriden einerseits, mit denjenigen apogamer Formen anderseits.

3. Die Pollenentwicklung der meisten Rassen von *Musa sapientum* verläuft außerordentlich unregelmäßig, nach Tischler sogar viel abnormer als bei sämtlichen von ihm studierten sterilen Bastarden. Die Degeneration kann auf verschiedenen Stadien der Teilung der Pollenmutterzellen wie der Ausbildung der Pollenkörner einsetzen und führt infolgedessen sowohl zur Bildung von scheinbar normalen Tetraden, überzähligen Zellen und Kernen, plasmaarmen Pollenkörnern mit geschrumpftem Inhalt, aber auch von einzelnen Körnern, die zur Bildung des generativen und vegetativen Kerns übergehen und nachher keimfähig sind. Absolute Pollensterilität liegt wohl bei keiner einzigen Eßbanane vor.

4. Gegen die Annahme, daß die Unregelmäßigkeiten der Reifeteilungen in den Pollenmutterzellen der Kulturbananen auf äußere Ursachen, speziell auf die abweichenden Bedingungen der Kultur zurückzuführen seien, sprechen auch die Ergebnisse der Untersuchungen an fertilen *Musa*-Arten. Weder unter den im Plantagenbau gegebenen Bedingungen, noch in geschützter Freilandlage am Alpensüdfuße und in den Gewächshäusern botanischer Gärten

sind irgendwelche größere Störungen in der Pollenentwicklung oder Abnahme der Keimfähigkeit des Pollens festgestellt worden.

5. Sämtliche Eßbananen weisen in ihren Samenanlagen Störungen in der Ausbildung der Embryosackmutterzelle, im Verlaufe der Tetradenteilung oder der Ausgestaltung einer Makrospore zum Embryosack auf. Ungleiche Verteilung und Versprengung der Chromosomen in hetero- und homöotypischer Teilung sind häufig. Wie in der Pollenbildung treten auch Sonderkerne, Amitosen, überzählige Kerne und Zellteilungen, unregelmäßige Ausbildung und Anordnung der Zellen in der Tetrade usw. auf. Gelegentlich folgt einer völlig oder fast völlig normalen Tetraden- und Reduktionsteilung auch eine ziemlich normale Entwicklung der untersten Tetradenzelle zum achtkernigen Embryosacke nach. Da bei den gleichen Rassen auch ein geringer Prozentsatz des Pollens auskeimt, ist ähnlich wie bei vielen „völlig sterilen" Bastarden ausnahmsweise Befruchtung und Samenbildung nicht ausgeschlossen.

6. Als Diploidzahlen sind bei den verschiedenen Eßbananen 16, 22—24, 32 und 48 Chromosomen gefunden worden. Die Störungen in Pollen- und Embryosackentwicklung sind bei den Formen mit niedriger Chromosomenzahl am geringsten und scheinen mit steigender Chromosomenzahl zuzunehmen.

7. Sofern Rassenbildung auf der Basis abgeänderter Chromosomenzahlen dem Geschlechtsverlust und der Ausbildung der Parthenokarpie nachfolgte, ist zu erwarten, daß vorwiegend hochchromosomige Rassen aus chromosomenärmeren hervorgegangen sein werden. Unter dieser Voraussetzung ist Bildung polyploider Rassen auf vegetativem Wege, d. h. durch Verdoppelung oder Verdreifachung der Chromosomen in somatischen Zellen denkbar und müßte auch die experimentelle Erzeugung neuer polyploider Rassen unter Benützung und Variation der von Winkler und Nemec gegebenen Methoden möglich sein.

8. Der erste Anstoß zur Entstehung von *M. sapientum*-Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen dürfte von denjenigen Vorgängen ausgegangen sein, welche wir bereits zur Erklärung der Verdoppelung und Vervielfachung der Chromosomenzahl bei Apogamen angenommen haben und welche für die durch Mutation oder Bastardierung entstandenen *gigas*-Formen zum Teil nachgewiesen worden sind. Parthenokarpie und Änderung der Chromosomenzahl können gleichzeitig als Folge der Hybridisation aufgetreten sein. Wiederholte Längsspaltung der Chromosomen in heterozygoten Keimzellen oder Wiedervereinigung von Tochterkernen in Keimzellen können, ebensogut wie zur Entstehung tetraploider Apogamen und *gigas*-Formen von *Oenothera* und *Primula*, auch zur Entstehung tetraploider Bananen geführt

haben, Dispermie bei Kreuzung zu triploiden Formen wie „Appelbacove", dispermatische Befruchtung mit nachfolgender Chromosomen-Längsteilung in der Keimzelle oder Wiedervereinigung von zwei triploiden Kernen zu ditriploiden Chromosomenzahlen.

9. Die Annahme von Hybridisation als Entstehungsursache der parthenokarpen Eßbananen hat nicht notwendigerweise die Ausführung bewußter und komplizierter Kreuzungen zur Voraussetzung. Die Möglichkeit spontaner Bastardierung war sowohl in den primitiven Kulturen der Naturvölker wie an den Standorten der fertilen Arten selbst vorhanden. Die Existenz der hypothetischen aus heterozygoten Samen hervorgegangenen, samenarmen oder gänzlich sterilen und parthenokarpen Individuen blieb infolge vegetativer Vermehrung durch Stockausschläge gesichert; künstliche Vermehrung solcher Stöcke durch den Menschen war leicht möglich. Die große Zahl der in allen Tropenländern verbreiteten *M. sapientum*-Rassen spricht für ihren polyphyletischen Ursprung.

10. Zum experimentellen Nachweis des hybriden Ursprunges der autonom parthenokarpen Kulturbananen werden folgende Versuche auszuführen sein:

a) Versuche zur Erzeugung total steriler Bastarde durch einmalige oder wiederholte Kreuzung fertiler oder nur teilweise steriler Arten und Rassen;

b) Versuche zur Samengewinnung an autonom parthenokarpen Kulturbananen durch Selbstbestäubung. Untersuchung der aus diesen Samen hervorgehenden Nachkommenschaft zur Gewinnung von Anhaltspunkten über die Hybridnatur der Ausgangsform.

Da für die Kulturbananen gelegentliche Befruchtung und ausnahmsweise Bildung keimfähiger Samen, ferner die Möglichkeit von Kreuzungen zwischen fertilen Arten, sowie zwischen fertilen Arten und Kulturvarietäten festgestellt ist, sind beide Wege gangbar. Positive Ergebnisse sind nur bei Anwendung aller Methoden der Selektions- und Erblichkeitslehre, sowie bei Versuchsanstellung im Großen zu erwarten.

11. Entwicklungsgeschichtlich und wohl auch cytologisch ähnliche Verhältnisse wie bei den Kulturbananen scheinen bei den Zuckerrohr-Varietäten vorzuliegen. Die von Wakker untersuchten Varietäten bilden in bezug auf ihre Fortpflanzungserscheinungen Glieder einer gleitenden Reihe, deren Endglieder sich durch normale Fertilität einerseits, völlige Sterilität anderseits auszeichnen. Auch in diesem Verwandtschaftskreise haben als Vorbereitung zum Studium der Ursachen der Sterilität sorgfältige Selektionsversuche und Bastardierungen zwischen morphologisch und cytologisch während mehrerer Generationen genau untersuchten und konstant befundenen Individuen einzusetzen.

12. Ovogene Apogamie und Parthenokarpie sind keineswegs Anfang- und Endglied einer aufsteigenden oder absteigenden Entwicklungsreihe geschlechtslos gewordener Angiospermen. Bei allen obligat parthenokarpen Angiospermen ist die Tetradenteilung der Pollen- und Embryosackmutterzellen, soweit sie überhaupt durchgeführt wird, mit einer Reduktion verbunden, während bei den Apogamen die Reduktion ausbleibt und zum mindesten die Embryosackbildung mit der diploiden Chromosomenzahl des Sporophyten durchgeführt wird. Dagegen gehören nach der Bastardhypothese Parthenokarpie und Apogamie zwei divergierenden Formenreihen an, die beide von Fertilität zu völliger Sterilität führen. Auf gleichartige Ursachen ihrer Entstehung deutet auch der Umstand hin, daß sowohl mit Apogamie wie mit Parthenokarpie die Erscheinung der Nucellarembryonie kombiniert auftritt.

Zwölftes Kapitel.

# Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen.

Eine Eigentümlichkeit der Samenbildung bei Angiospermen, welche schon lange das Interesse der Botaniker auf sich gezogen hat, ist die Polyembryonie, d. h. die Entwicklung von zwei oder mehreren Embryonen in demselben Samen. Polyembryonate Samen sind schon im 18. Jahrhundert bei mehreren Gymnospermen und Angiospermen beobachtet und beschrieben worden. A. Braun hat sodann 1859 im Anschluß an seine Untersuchungen „Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne ilicifolia*“ nicht weniger als 53 Fälle in 38 Gattungen von Angiospermen aufgeführt, in welchen gelegentlich oder konstant 2 oder eine größere Anzahl von Embryonen in demselben Samen festgestellt worden sind. Auf Grund der schon vorliegenden Literaturangaben sowie eigener Untersuchungen hat er auch bereits verschiedene Ursachen und Möglichkeiten des Zustandekommens der Polyembryonie auseinander gehalten. Unter Einbezug der Gymnospermen unterschied er folgende Abweichungen vom gewöhnlichen Verlauf der Samen- und Keimbildung:

Verschmelzung oder Verwachsung mehrerer Samenanlagen, z. B. bei *Viscum, Pirus Malus.*

Abnorme Teilung des Nucellus, z. B. als häufige Abnormität von *Morus albus* und gelegentlich bei *Orchis Morio.*

Auftreten von mehr als einem Embryosack in einer Samenanlage, z. B. bei Coniferen, *Cheiranthus Cheiri,* Rosen.

Mehrzahl von Archegonien oder Eizellen im Embryosack einer Samenanlage, z. B. bei Coniferen, *Allium (Nothoscordon) fragrans, Funkia coerulea, Citrus Aurantium.*

Spaltung der Keimanlage, z. B. bei Coniferen, *Loranthus.*

Seither ist die Zahl der Fälle von Polyembryonie bei Angiospermen noch bedeutend vermehrt worden. Es hat sich dabei aber gezeigt, daß die Anzahl derjenigen Pflanzen, bei welchen Polyembryonie habituell, d. h. bei einem großen Prozentsatz aller Samen vorkommt, nur klein ist. Dagegen dürften die meisten, vielleicht alle Angiospermen, gelegentlich polyembryonische Samen bilden.

Polyembryonie führt in beiden Fällen bald zur Erzeugung mehrerer keimungsfähiger Embryonen, bald fallen die in Mehrzahl angelegten Embryonen von einem gewissen Stadium an der stärkeren Entwicklung eines einzigen zum Opfer.

Die Frage nach der Entstehung der Polyembryonie konnte in der Hauptsache erst gelöst werden, nachdem die Befruchtungserscheinungen genauer bekannt geworden waren. Es ist das Verdienst Strasburgers, zuerst bei einer Anzahl polyembryonater Pflanzen die Entwicklungsgeschichte der Embryonen genau verfolgt zu haben und dabei zu Resultaten gekommen zu sein, die heute noch als richtig anerkannt werden. In seiner Studie „Über Befruchtung und Zellteilung" (1877 u. 78a) hat er nicht weniger als drei verschiedene Entstehungsarten der Polyembryonie eingehend beschrieben.

In Bestätigung der von Braun gegebenen Auffassung beruht die Möglichkeit für Polyembryonie von *Rosa livida* nach Strasburgers Feststellung (1878a, S. 36) darauf, daß bei dieser wie bei anderen Rosen der fleischige Nucellus der Samenanlage stets mehrere Embryosäcke enthält. In der Regel soll allerdings nur einer dieser Embryosäcke bis zu den Integumenten vordringen und in seinem Scheitel den aus Eizelle und zwei Synergiden bestehenden Eiapparat aufweisen, während in den anderen Embryosäcken in der Regel nur eine Ansammlung formlosen Plasmas am vorderen Ende des Sackes nachweisbar bleibt. Nach der Befruchtung nimmt der fertile Embryosack rasch an Größe zu und hat bald alle anderen verdrängt.

Bei *Sinningia Lindleyana* stellte Strasburger (1878a, S. 46) in zwei Samenanlagen das Vorkommen von zwei Eizellen an Stelle einer einzigen fest, von denen jede an einer der beiden Synergiden hing. Ein vierkerniger Eiapparat ist nach seinen Untersuchungen dagegen bei dem früher schon mehrfach untersuchten *Santalum album* (1878a, S. 46) fast durchweg Regel. Die vordere Spitze des schlauchförmigen Embryosackes wird von den beiden Gehilfinnen ganz ausgefüllt, an die sich dann nach unten die zwei Eizellen anschließen. Aus verschiedenen Umständen schließt Strasburger, daß im Embryosacke von *Santalum* der für die Eizelle bestimmte Kern noch eine weitere Teilung erfährt und so die für zwei Eizellen notwendigen Kerne geliefert werden. Nur in seltenen Fällen waren beide Eier völlig gleich entwickelt, gewöhnlich gewinnt das eine frühzeitig die Oberhand und verdrängt mehr oder weniger das andere; immerhin ist die Möglichkeit vorhanden, daß beide Eier entwicklungsfähig bleiben. Zu verschiedenen Malen hat Strasburger das Eindringen mehrerer Pollenschläuche in dieselbe Samenanlage festgestellt. Wenn also beide Eier normal entwickelt sind, können auch beide befruchtet werden, und sich gleichmäßig mit

einer Zellulosemembran umhüllen. Doch tritt dieser Fall, wie Strasburger (1878a, S. 60) schreibt, „relativ nur selten ein, da meist vor der Befruchtung das eine der beiden Eier obliteriert. Sind aber beide befruchtet worden, so verdrängt doch schließlich noch die eine Anlage die andere". Damit war nicht nur die Möglichkeit der Bildung von zweikeimigen Samen für *Santalum* selbst erklärt, sondern es war, was wichtiger schien, ein Anhaltspunkt für die Erklärung der habituell mit einer Mehrzahl von Embryonen versehenen Samen gegeben. Auf Grund der an *Santalum* gemachten Erfahrungen war nämlich zu erwarten, daß auch in den Embryosäcken dieser Pflanzen eine größere Anzahl von Eizellen vorhanden sein müßte, von denen anzunehmen war, daß sie statt durch eine einmalige Teilung des Eikerns durch eine mehrmalige Teilung desselben gebildet würden. Die Untersuchung der von Braun als habituell polyembryonisch aufgeführten *Funkia ovata* (Hosta coerulea), *Nothoscordon fragrans*, der *Citrus*-Arten und von *Caelebogyne ilicifolia* führte aber zu einem gänzlich anderen, vollständig überraschenden Ergebnis. So viele Blüten dieser Pflanzen auch untersucht wurden, in den entwickelten Embryosäcken derselben waren immer nur je ein Ei und zwei Synergiden aufzufinden. Die weitere Vermutung war also, daß auch nur eine Embryonalanlage gebildet würde, die sich nachträglich spalte, was ja bereits für Coniferen und für einige Loranthaceen bekannt war. Die direkte Untersuchung bestätigte aber

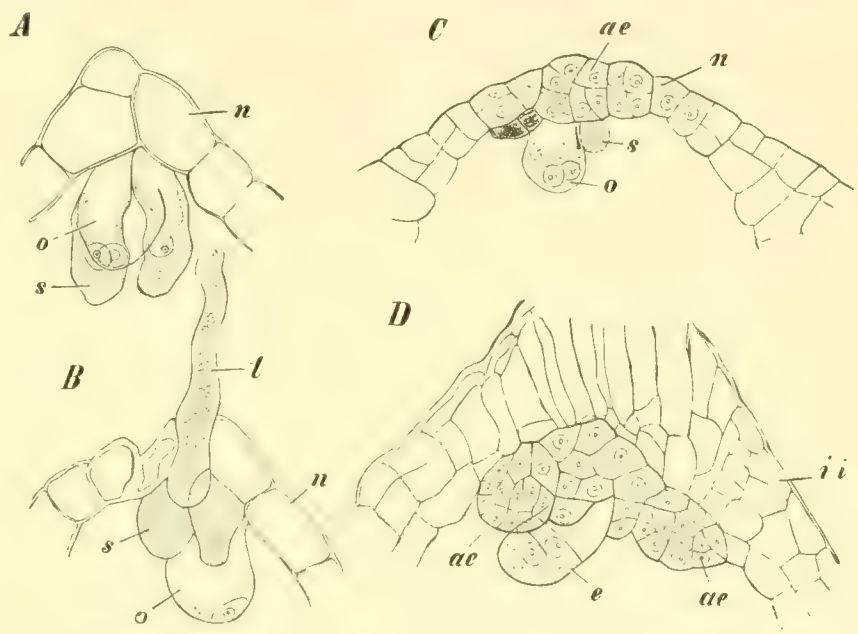



Fig. 125. Entstehung von Eiembryo und Nucellarembryonen bei *Funkia ovata*. *A* Embryosack- und Nucellusscheitel der Samenanlage mit Eiapparat, vor der Befruchtung, *B* dasselbe im Zeitpunkt der Befruchtung, mit Pollenschlauch, Synergiden collabiert; *A* und *B* Vergr. 300/1. *C* das befruchtete Ei mit zwei Kernen (Eikern und Spermakern), Zellen des Nucellusscheitels in Teilung begriffen zur Anlage von Adventivkeimen. *D* aus den Zellen des Nucellusscheitels sind zahlreiche Anlagen von Adventivkeimen hervorgegangen, zwischen denselben der dreizellige Embryo; *C* und *D* Vergr. 120/1. *n* Nucellus, *o* Ei, *s* Synergiden, *t* Pollenschlauch, *ii* inneres Integument, *e* Eiembryo, *ae* Adventivembryonen. Aus Straßburger-Körnicke (1913, Fig. 234, S. 642).

auch diese Vermutung nicht, sondern zeigte, daß die in späteren Entwicklungsstadien vorhandenen Embryonen gar nicht aus den Elementen des Embryosackes hervorgehen, sondern zumeist den Zellen des Nucellus ihre Entstehung verdanken. Diese wachsen durch Sprossung in die Embryosackhöhle hinein, und entwickeln sich hier zu Keimen, die mit normalen Eiembryonen, abgesehen von ihrem eigenartigen Ursprung, sonst völlig übereinstimmen.

In späteren Untersuchungen Strasburgers wie anderer Forscher ist gezeigt worden, daß mit den eben angegebenen drei Möglichkeiten die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, die zu Polyembryonie führen, noch lange nicht erschöpft ist.

Um eine Übersicht über die verschiedenen Möglichkeiten der Polyembryonie zu gewinnen, hat man später vorgeschlagen, unter echter Polyembryonie diejenigen Fälle zusammenzufassen, bei welchen alle Embryonen eines Samens in demselben Embryosacke zur Entwicklung kommen, und unter unechter Polyembryonie diejenigen Fälle zu verstehen, bei welchen, wiederum mit verschiedenen Modifikationen, die Embryonen zwei oder einer Mehrzahl von Embryosäcken angehören. Eine Zusammenstellung der Beispiele und Literaturangaben für diese verschiedenen Formen der Polyembryonie habe ich erstmals in meiner Dissertation (1901b, S. 62) versucht. Mit einigen Ergänzungen ist sie von Coulter und Chamberlain in ihrer Morphology of Angiosperms (1903, S. 213) wiedergegeben worden. Die seither neu bekannt gewordenen Fälle der Polyembryonie hat Eichinger (1910) aufgeführt. Unter Hinweis auf die in diesen drei Zusammenstellungen gegebene Literatur kann ich mich an dieser Stelle auf eine revidierte Übersicht über die verschiedenen Möglichkeiten der Polyembryonie beschränken, der nur die wichtigsten der älteren und die neuesten Literaturangaben beigefügt seien.

A. Unechte Polyembryonie. Embryonen eines Samens in mehreren Embryosäcken zur Entwicklung gelangend.

1. Die Embryonen liefernden Embryosäcke gehören nicht demselben Nucellus an.

a) Verschmelzung zweier oder mehrerer unvollkommener Samenanlagen, die je einen Embryosack mit befruchtungsfähiger Eizelle erzeugen. Als Ausnahmefall schon von A. Braun für *Pirus Malus* angeführt, häufig bei *Loranthus europaeus* und *Viscum album*.

b) Teilung oder Gabelung des Nucellus einer Samenanlage in zwei oder mehrere Partien, die je einen ein-

keimigen Embryosack liefern. *Morus alba, Orchis Morio*[1]), *Gymnadenia conopsea* und *Coffea arabica.*

2. Nucellus einer Samenanlage mit mehreren Embryosäcken, die aus verschiedenen Mutterzellen eines mehrzelligen Archespors, seltener aus den Makrosporen einer und derselben Mutterzelle entstanden sind: *Rosa livida* und andere Rosen, *Cheiranthus Cheiri*[2]), *Trifolium pratense, Taraxacum officinale, Elatostema acuminatum* (Treub, 1906), *Adoxa moschatellina* (Eichinger, 1910, S. 771).
3. Gleichzeitige Entstehung von Embryonen in einem aus dem Archespor hervorgegangenen und einem apospor entstandenen Embryosack. *Hieracium*-Arten.

B. Echte Polyembryonie. Bildung von zwei oder mehreren Embryonen in demselben Embryosack einer Samenanlage.

I. Echte Polyembryonie mit intrasaccalem Ursprung der Embryonen.

1. Entstehung der Embryonen aus Zellen des Eiapparates.
   a) Eiapparat normal aus Eizelle und zwei Synergiden bestehend. Aus der befruchteten Eizelle geht zunächst ein Vorkeimträger hervor, an dessen Scheitel 1—6 Proembryonen entstehen, von denen in der Regel nur einer zu einem ausgebildeten Embryo heranwächst: *Erythronium americanum* und *dens canis, Tulipa Gesneriana* (Ernst, 1901b), *Cynanchum vincetoxicum* (Seefeldner, 1912).
   b) Eiapparat normal aus morphologisch unterscheidbaren Synergiden und einer Eizelle bestehend. Embryobildung aus der befruchteten Eizelle und einer oder beiden (bei nichtapogamen Pflanzen) ebenfalls befruchteten Synergiden. Zuerst von Dodel (1891) und Overton (1891) für *Iris sibirica* und *Lilium Martagon* sicher festgestellt. Seither sehr häufig gefunden, z. B. bei *Taraxacum officinale, Aconitum Napellus, Allium odorum, Naias major* (Guignard, 1901), *Alchemilla al-*

[1]) Als häufige Abnormität in der Ausbildung der Samenanlagen von *Morus alba* ist von Hofmeister das Vorkommen von 2 Nucelli innerhalb eines inneren Integumentes beschrieben worden. Für *Orchis Morio* hat Schacht das Vorkommen von zwei je von einem eigenen inneren Integument umgebenen Nucelli innerhalb eines gemeinsamen äußeren Integumentes angegeben.

[2]) Bei Rosen, die mehrere Embryosäcke im Nucellus führen, und ebenso bei *Cheiranthus,* ist allerdings das Vorkommen von zwei oder mehr entwickelten Embryonen in demselben Samen nicht speziell angegeben worden, als Ausnahme immerhin wohl möglich.

*pina* und *A. sericata Reichb.* (Murbeck, 1902), *Hieracium* (Murbeck, 1904).

c) Zellen des dreizelligen Eiapparates ohne die typische Differenzierung in Eizelle und Synergiden; Entwicklungsfähigkeit von mehr als einer Zelle vorhanden, *Burmannia coelestis* (Ernst, 1909).

d) Eiapparat mit erhöhter Zellenzahl und Ausbildung von zwei oder mehr „potentiellen Eizellen". Normale Erscheinung bei *Santalum album*, ausnahmsweise bei *Sinningia Lindleyana* und *Gomphrena decumbens* (A. Fischer, 1880, S. 112).

2. Bildung von überzähligen Embryonen aus Zellen der Antipodenzellgruppe. Bis jetzt erst bei *Allium odorum* festgestellt. Nach Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) finden sich etwa in $^1/_3$ bis $^1/_2$ aller Samenanlagen dieser Pflanze außer Ei- und ev. Synergidenembryonen auch ein bis drei, in der Regel wohl nicht lebensfähige Antipodenembryonen vor.

3. Embryobildung aus den Polkernen oder aus Zellen des Endosperms. Scheint im Gegensatze zu früheren Angaben nicht vorzukommen. Wenigstens hat das früher viel zitierte Beispiel von *Balanophora* (vgl. Ernst, 1913a u. b) eine andere Erklärung gefunden, welche auch für *Helosis guyanensis* (Chodat et Bernard, 1900), sowie die später angegebenen Beispiele von *Dendrophthora*-Arten (York, 1913) gelten dürfte.

II. Echte Polyembryonie mit extrasaccalem Ursprung aller oder einzelner Embryonen.

1. Entstehung überzähliger Embryonen infolge keimähnlicher Sprossung von Nucelluszellen in den Embryosackraum. Adventivembryonen aus Nucelluszellen (Nucellarembryonie), z. B. *Caelebogyne ilicifolia, Nothoscordon fragrans, Citrus*-Arten, *Funkia ovata* usw. (vgl. S. 444).

2. Entstehung überzähliger Embryonen aus Zellen des inneren Integumentes, welche, gleich den Initialen der Nucellarembryonie, in den Hohlraum des Embryosackes hineinsprossen und sich zu Adventivembryonen entwickeln. Für *Allium odorum* von Hegelmaier in etwa $^1/_4$ der im geeigneten Stadium untersuchten Samenknospen festgestellt.

Über Ursache und Bedeutung der Polyembryonie im allgemeinen ist recht wenig diskutiert worden. Gemeinsame Merkmale sind bei der Verschiedenartigkeit der in Frage kommenden Verhältnisse nur wenige vorhanden und höhere Gesichtspunkte in deren

Beurteilung schwer zu gewinnen. Immerhin haben einzelne Forscher versucht, wenigstens die Gesamtheit der Erscheinungen echter Polyembryonie vom gleichen Gesichtspunkt aus zu beurteilen. So schließt Murbeck seine Studie über die Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei den parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla* mit den Worten: „Was die Ursachen und die Bedeutung der Polyembryonie betrifft, so scheint es mir wahrscheinlich, daß diese Erscheinung auch bei den meisten übrigen Pflanzen, wo sie konstatiert wurde, als der Ausdruck einer weniger weitgetriebenen Spezialisierung der extra- und intrasaccalen Zellen resp. Kerne zu betrachten ist, und daß sie kaum einen tieferen Sinn hat, als zum Beispiel die Tatsache, daß Knospen, welche auf die Vermehrung der Art berechnet sind, nicht nur an den verschiedensten Teilen des Stammes, sondern auch an Wurzeln und Blättern entstehen können". Mir scheint, daß die Ursachen der verschiedenen Formen der Polyembryonie auch sehr verschiedenartiger Natur sein könnten und die von Murbeck geltend gemachte Ansicht höchstens bei obligat apomiktischen Pflanzen wirklich Berechtigung hat.

Polyembryonie in ihren verschiedensten Möglichkeiten ist sowohl bei amphimiktischen wie bei apomiktischen Angiospermen nachgewiesen worden. Bei der relativ noch kleinen Zahl bis jetzt bekannt gewordener apogamer Pflanzen ist naturgemäß auch die Anzahl der gleichzeitig polyembryonischen Vertreter nicht bedeutend. Zur Polyembryonie führen dabei im besonderen: Entwicklung mehrerer Zellen des Eiapparates, wie bei *Burmannia coelestis*, ausnahmsweise Ausbildung von Synergidenembryonen bei den apogamen *Hieracien* und *Alchemillen* und innerhalb der letzteren Gruppe auch Nucellarembryonie[1]). Dies scheint mir die Frage nahe zu legen, ob nicht diejenige Form habitueller Polyembryonie, welche bei den meisten ihrer Vertreter mit einem Verlust sexuell erzeugter und entwicklungsfähiger Eiembryonen verknüpft ist, nämlich die Nucellarembryonie, mit den bereits besprochenen apomiktischen Fortpflanzungserscheinungen, der Apogamie, Aposporie, Pseudogamie und

[1]) Daß nicht bei allen apogamen Angiospermen Polyembryonie vorkommt, beruht wohl darauf, daß auch im diploiden Gametophyten die als Ei ausgestaltete Zelle entwicklungsfähiger sein muß als die ebenfalls diploidkernigen Synergiden und Antipoden. Als häufige Erscheinung ist Keimbildung aus mehr als einer Zelle des diploiden Embryosackes erst bei der apogamen *Burmannia coelestis Don* (Ernst, 1909, S. 162) festgestellt worden. Die Embryonen nehmen hier stets das Mikropylarende des Embryosackes ein. Nur der Eiapparat ist zu ihrer Bildung befähigt und es zeigen auch die sämtlichen sich zu Embryonen weiter entwickelnden Zellen eiähnlichen Bau.

Bei den apogamen Alchemillen ist Synergidenembryonie offenbar sehr selten. Sie begegnete Strasburger (1910c, S. 274) trotz des sehr reichlichen Materials, das von ihm untersucht worden war, in keinem einzigen Falle.

der Parthenokarpie, in genetischem Zusammenhange stehe und auf dieselben Ursachen zurückzuführen sei.

Eine eingehendere Darlegung der Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und den anderen Formen apomiktischer Fortpflanzung macht eine Sichtung des vorliegenden Tatsachenmaterials notwendig.

## I. Autonome und induzierte Nucellarembryonie.

In der Kenntnis der Entwicklungsvorgänge in Fällen der Nucellarembryonie sind wir noch nicht oder doch nur sehr wenig über das hinaus vorgeschritten, was Strasburger bereits in seinen Arbeiten von 1877 und 1878 ausgeführt hat.

Die Verhältnisse von *Funkia ovata Spreng. (= Hosta coerulea [Andrews] Tratt)* und *Nothoscordon fragrans (Vent.) Kunth* müssen daher als Ausgangspunkt unserer Betrachtung dienen.

In den Samenanlagen von *Funkia ovata* fand Strasburger, im Gegensatz zu Hofmeister[1]), der für diese Pflanze das Vorkommen einer größeren Anzahl von Eizellen angegeben hatte, am Scheitel des Embryosackes immer nur eine Eizelle und zwei Synergiden vor. Die Gehilfinnen erschienen in ihrem vorderen Teile homogen und schwach gestreift, führten eine große Vakuole (vgl. Fig. 125 A) und scheitelständiges Plasma mit dem Kern. Die Eizelle ist etwas tiefer inseriert als die Synergiden, die Embryosackwand am Scheitel stark gequollen. Bei der Befruchtung dringt der Pollenschlauch in den Embryosack und zwar zwischen die Synergiden hinein. Befruchtete Eizellen sind stets von einer Zellulosemembran umgeben. In verschiedenen derselben hat Strasburger (vgl. 1878 b, S. 649) zwei Zellkerne, einen Keimkern mit zwei Kernkörperchen, sowie Teilungsstadien desselben wahrgenommen. Erst nach vollzogener Befruchtung setzt auch derjenige Vorgang ein, der zur Bildung der Adventivembryonen führt. Einzelne Zellen der einschichtigen Nucelluskappe über dem Scheitel des Embryosackes beginnen sich in diesen hineinzuwölben. Sie teilen sich hernach und bilden alsbald mehrzellige Höcker. Aus diesen gehen in der Folge durch weiteres Wachstum und Zellteilung die Adventivembryonen (vgl. Fig. 125 C u. D) hervor, deren Zahl, ihrer Entstehung entsprechend, unbestimmt bleibt. Die vom Scheitel entfernteren Nucellarzellen, die an dem Vorgang nicht beteiligt sind, werden hierdurch verdrängt, so daß die Nucellushöcker und später die Embryonen ausschließlich dem inneren Integument angrenzen. Dadurch wird durchaus der Eindruck erweckt, als wenn die Nucellarembryonen im Inneren des Embryosackscheitels ent-

[1]) Hofmeister hat die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen von *Funkia ovata* zu wiederholten Malen besprochen. Vgl. z. B. 1858, S. 158; 1861, S. 672; 1867, S. 114.

standen wären. Die Membran des Embryosackes, die sie vorstülpten, läßt sich an ihrer Oberfläche nicht mehr unterscheiden.

Strasburger hielt es für wahrscheinlich, daß die Ausbildung von Adventivembryonen nur in befruchteten Samenanlagen oder doch nur in solchen Fruchtknoten erfolge, deren Narben bestäubt worden waren. In allen Embryosäcken mit beginnender Nucellarembryonie fand er das Ei von einer Zellulosemembran umgeben. Eine bedeutende Weiterentwicklung desselben konnte zwar in keinem Falle festgestellt werden. Er hält sie aber nicht für ausgeschlossen, falls die Adventivembryonen nicht zu nahe am Ei selbst entstehen und die Embryosackwand an dieser Stelle nicht zurückdrängen. Die Nucellushöcker selbst nehmen nach und nach den Bau typischer Liliaceen-Embryonen an und zeigen auch später nur deswegen häufig unregelmäßige Gestalt und verschiedene Größe, weil sie sich gegenseitig in ihrer Entwicklung stören.

Bei *Nothoscordon fragrans*, „einer Pflanze von fabelhafter Fertilität, bei der fast jedes Eichen zum Samen wird und zwei bis drei Embryonen führt", ist die Ausbildung der Adventiv-Embryonen auf die unmittelbare Nachbarschaft des Eiapparates lokalisiert. Schon während früher Entwicklungsstadien wird bei dieser Pflanze der Nucellus über dem Scheitel des Embryosackes zu einer einzigen Zellage reduziert. Ihre Zellen beginnen sich unmittelbar nach der Ausbildung des Embryosackinhaltes durch je eine tangentiale Teilung zu verdoppeln. Gewöhnlich erfolgen auch solche Teilungen in den an die Basis der Synergiden anstoßenden Nucellarzellen; doch werden die inneren der entstehenden Tochterzellen alsbald wieder von den Synergiden verdrängt. So ist also schließlich der Embryosackscheitel zur Zeit der Empfängnisfähigkeit von einem besonderen Polster inhaltsreicher Zellen umgeben.

Nach Strasburgers späterer Feststellung (1878 b, S. 651) ist indessen die Bildung dieses Polsters zeitlich nicht genau fixiert. Sie kann früher oder später beginnen. Manchmal ist dasselbe um einen kaum angelegten Eiapparat bereits völlig entwickelt, bald um einen fertigen dagegen erst angedeutet. Die Entstehung des Polsters ist auch durchaus nicht an das Vorhandensein des Eiapparates gebunden. In einzelnen Samenanlagen war der Eiapparat abortiert, das Polster dagegen entwickelt, und Strasburger vermutet, daß eventuell gerade die frühzeitige Überhandnahme des Polsters die Weiterentwicklung des Embryosackes unterdrückt habe.

In einigen Fällen gelang es, den Pollenschlauch bis in den Nucellus zu verfolgen. Veränderungen an den Synergiden sowie die Ausbildung einer Zellulosemembran an der Eizelle deuteten auf den Vorgang der Befruchtung hin. Später wurden auch wieder-

holt zweikernige Eizellen und Stadien der Weiterentwicklung der befruchteten Eizelle festgestellt.

Gleichzeitig pflegen nun auch weitere Teilungen in dem den Eiapparat umgebenden Gewebepolster einzutreten. Sie erfolgen zunächst tangential, später in verschiedenen Richtungen, so daß sich das Gewebepolster in Gestalt eines unregelmäßigen Walles zu erheben beginnt. Die Synergiden werden dabei resorbiert, das Ei zur Seite gedrängt oder in den Embryosackraum vorgestoßen. Einzelne Stellen des Walles beginnen sich deutlicher abzuheben und auf folgenden Entwicklungszuständen werden die eigentlichen Adventiv-Embryoanlagen von einander gesondert, die äußeren Zellen des Nucellus dagegen allmählich resorbiert. Von den vielen Adventivembryonen kommen schließlich nur 2—3, selten mehr zur definitiven Ausbildung und sind dann von denjenigen aus befruchteten Eiern nicht mehr zu unterscheiden.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie für *Funkia ovata* und *Nothoscordon fragrans* gelangte Strasburger auch für *Citrus Aurantium*. Dabei fiel ihm auf, daß in den befruchteten Samenanlagen lange Zeit hindurch immer nur ein befruchtetes Ei im einzelligen Zustande getroffen wurde, während in älteren Samenlagen außer einem offenbar aus dem befruchteten Ei hervorgegangenen Embryo noch eine Anzahl ähnlicher in größerer oder geringerer Entfernung vorhanden waren. Im Gegensatze zu den beiden anderen Pflanzen gingen nun bei *Citrus* diese Anlagen auch seitlich, in einiger Entfernung von der Embryosackspitze, aus dem Nucellargewebe an der Oberfläche des Embryosackes hervor. Ferner wurde die Beobachtung gemacht, daß nicht alle Adventivkeime zu gleicher Zeit, sondern offenbar innerhalb ziemlich weiter Zeitabschnitte succedan angelegt werden, so daß stets neben relativ weit vorgeschrittenen Zuständen auch noch ganz junge gefunden werden. In manchen Samenanlagen häufen sich die Embryonen ganz außerordentlich in der vorderen Embryosackhälfte, während an entfernteren Partien der Seitenwandung eine solche Anhäufung nicht zustande kommt und an der unteren Hälfte der Embryosackwand überhaupt kaum jemals Keimanlagen gebildet werden. Im Gegensatz zu *Nothoscordon*, dessen Embryonen in der Regel mit breiter Basis dem Nucellusgewebe aufsitzen, gehen bei *Citrus* die einzelnen Keimanlagen meistens aus einzelnen, sich frühzeitig gegen das umgebende Gewebe absondernden Zellen hervor, so daß sie infolge dieser Entstehungsart schon früh von Eiembryonen gar nicht zu unterscheiden sind.

Bestäubung und Befruchtung liegen bei der Orange, wie schon Schacht (1858, S. 209 und 1859, S. 374) festgestellt hatte, etwa um vier Wochen auseinander. In südlicheren Gegenden geht nach

erfolgter Befruchtung die Entwicklung ununterbrochen weiter, während bei Gewächshauskultur in Deutschland, wie Strasburger feststellte, die Adventivembryonen-Bildung nicht unmittelbar auf die Vorgänge der Befruchtung einsetzt, sondern mit der Entwicklung des befruchteten Eies erst nach einer längeren Ruheperiode in der nächsten Vegetationsperiode aufgenommen wird.

Auch die zahlreichen Keime der Samen von *Caelebogyne ilicifolia* entstehen durch adventive Sprossung aus dem Nucellargewebe. Schon bald nach Fertigstellung des Embryosackes, der, wie bei den anderen Nucellarembryonaten, einen Eiapparat aus zwei Synergiden und einer Eizelle, sowie eine dreizellige Antipodenzellgruppe aufweist, beginnen sich Gruppen von Nucellarzellen in die Embryosackhöhlung hineinzuwölben. Der sich bildende Höcker nimmt entweder die Embryosackspitze ein oder liegt seitlich etwas unterhalb derselben. Bei seinem Wachstum drängt er die Zellen des Eiapparates vor sich hin, die Eizelle bleibt ohne Zellulosemembran und wird mit den Synergiden im weiteren Entwicklungsverlaufe resorbiert. Der Nucellarhöcker dagegen sondert sich in die Adventivembryonen. Um die Zeit der beginnenden Wucherung des Nucellargewebes fängt auch die freie Endospermbildung im Umkreis des Embryosackes an. Sie schreitet rascher als die Entwicklung der Adventivembryonen vor. Wenn der Embryosack schon mit Endosperm erfüllt erscheint, haben die Adventivembryonen in der Regel erst geringe Dimensionen erreicht. Bei ihrem weiteren Wachstum haben sie dann das Endosperm in entsprechendem Maße zu verdrängen.

Wie schon A. Braun[1]) festgestellt hatte, wurde *Caelebogyne* während der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts in den europäischen Gewächshäusern nur in weiblichen Exemplaren kultiviert. Ausbildung von Zwitterblüten ist an denselben außerordentlich selten. So konnte Strasburger (1878a, S. 83) also mit Sicherheit schreiben: „Bei *Caelebogyne* werden diese Adventivkeime sicher ohne etwaigen vorhergehenden Einfluß des Pollenschlauchinhaltes gebildet; trotzdem liegt Parthenogenesis nicht vor, da ja diese Adventivkeime nicht aus unbefruchteten Eiern hervorgehen.“ Als Nutzanwendung für die weitere entwicklungsgeschichtliche Forschung fügt er hinzu: „Es erscheint mir als wahrscheinlich, daß in den meisten Fällen von Polyembryonie bei Metaspermen eine Bildung von Adventivkeimen aus dem Nucellargewebe vorliegt. Andererseits wird man auch alle Angaben über Parthenogenesis bei Metaspermen nunmehr auf adventive Keimbildung hin zu prüfen haben.“ Später (1878b, S. 666) präzisierte er namentlich auf Grund der Untersuchung an mehreren

[1]) Über die Geschichte der Kultur von *Caelebogyne ilicifolia* und die Entdeckung der vermeintlichen Parthenogenesis vgl. A. Braun (1856, S. 318) und ferner Blaringhem (1909, S. 128).

Orchideen[1]), die gelegentlich zweiembryonische Samen aufweisen, seinen Standpunkt dahin, daß in allen denjenigen Fällen, in denen häufig mehr als zwei Keime in einem Embryosacke getroffen werden, auf adventive Nucellarembryonie zu schließen sei. Diese Vermutung hat sich auch in der Folge durchaus bestätigt und seither sind eine ganze Anzahl weiterer Fälle von Nucellarembryonie festgestellt worden.

Zunächst hat Strasburger schon 1878 in seiner Arbeit „Über Polyembryonie" nach einer eingehenderen Darstellung der Verhältnisse bei den eben besprochenen vier Beispielen der Nucellarembryonie nachgewiesen, daß auch bei mehreren anderen der bereits von Braun als polyembryonisch bezeichneten Pflanzen, nämlich bei *Mangifera indica* und *Evonymus latifolius*[2]) und *americanus*, Nucellarembryonie vorliegt. Als weitere Beispiele sind seither noch angegeben worden: *Opuntia vulgaris* (Ganong, 1898), *Clusia alba* (Göbel, 1900, S. 571), *Euphorbia dulcis* (Hegelmaier, 1903), *Xanthoxylum Bungei* (Longo, 1908). Als Ausnahmefälle sind Nucellarembryonen auch bei einzelnen der apogamen Alchemillen (Murbeck, 1902) gefunden worden. Nach eigener Untersuchung weist auch *Bombax aquaticum* in seinen Samen eine größere Anzahl Embryonen, vermutlich nucellaren Ursprunges, auf. Bei *Colchicum autumnale* dagegen, für welches Furlani (1904) nucellaren Ursprung des einen Embryos nachgewiesen haben wollte, liegt nach den Ergebnissen einer neueren Untersuchung, die unter meiner Leitung ausgeführt worden ist, in Wirklichkeit Eibürtigkeit des Keimes und seitliche Verlagerung desselben während des späteren Wachstums des Embryosackes vor.

Ganz eigenartige Verhältnisse zeichnen nach den Untersuchungen von Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) die Embryogenese von *Allium odorum* aus. Sie ist von einer Vielseitigkeit, die unter allen Angiospermen, auch den apomiktischen, einzig dastehen dürfte. Neben der Fähigkeit zur Bildung von Eiembryonen kommt dieser Pflanze auch die Fähigkeit zur Bildung von Synergiden- und

[1]) In Früchten von *Orchis latifolia*, *Cypripedium Calceolus* und *Gymnadenia conopsea* fand Strasburger besonders häufig Samen mit 2 Embryonen. Er nahm an, daß sie, in Analogie zu den Fällen von *Sinningia Lindleyana* und *Santalum album*, ihre Ursache in gelegentlicher Verdoppelung der Eizelle hätten. Nachdem nun aber seit 1891 gezeigt worden ist, daß die von Straßburger abgelehnte Möglichkeit der Embryobildung aus einer befruchteten Synergide vorkommt, und sogar verhältnismäßig häufig ist, könnte statt einer Verdoppelung der Eizelle auch für diese Orchideen, wie es bei Vertretern der Liliaceen und Iridaceen gezeigt worden ist, Befruchtung der Eizelle und einer Synergide in Frage kommen.

[2]) Unter fünfzig von A. Braun (1859, S. 157) untersuchten Samen zeigten 28 Polyembryonie und zwar 24 mit zwei, 3 mit drei und 1 mit vier Keimlingen.

Antipodenembryonen, sowie vereinzelt auftretender adventiver Embryonen aus Zellen des Integumentes zu.

Die gekrümmten Samenanlagen von *Allium odorum* enthalten nach Tretjakow (1895, S. 15) einen Embryosack mit normalgestaltetem Eiapparat aus Eizelle und zwei Synergiden. In der Antipodenzellgruppe übertrifft eine der drei Zellen die beiden anderen an Größe. Sie zeigt in der Regel auch in Anordnung von Kern und Cytoplasma Ähnlichkeit mit der Eizelle, während die beiden

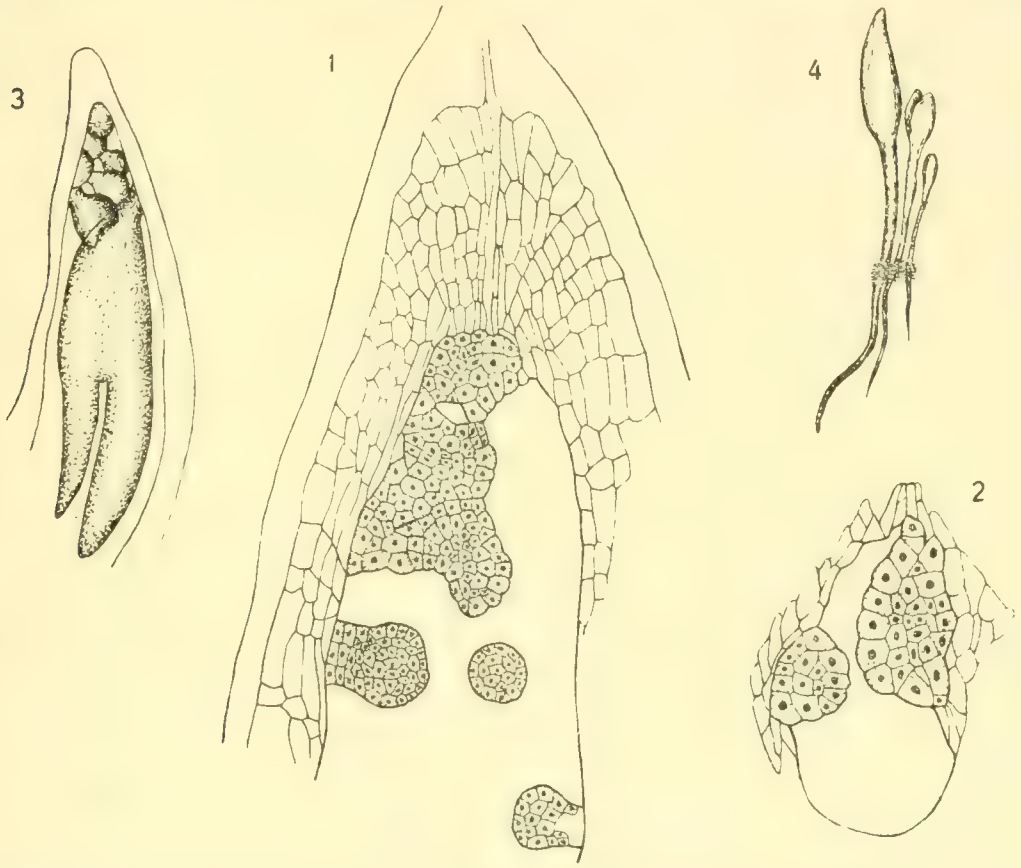



Fig. 126. Nucellar-Polyembryonie bei *Opuntia vulgaris*. *1* Embryosack mit unregelmäßiger Zellwucherung am Scheitel und drei seitlich inserierten Embryonen. *2* Diagonalschnitt durch den Scheitel des Embryosackes, Nucelluswucherung auf zwei gegenüberliegenden Seiten des Embryosackes, Vergr. 90/1. *3* längshalbierter Samen, ein großer Embryo mit Keimblattanlagen und mehrere kleinere Proembryonen am Scheitel des Embryosackes, Vergr. 18/1. *4* Gruppe der Keimlinge aus demselben Samen, nat. Gr. Nach Ganong (1898, Taf. 16, Fig. 1, 8, 10 und 14).

anderen Antipoden ungefähr den Habitus von Synergiden haben. Die Entwicklung der verschiedenartigen Embryonen erfolgt auch bei *Allium odorum* immer erst nach dem Eintreffen des Pollenschlauches am Embryosackscheitel, also direkt oder indirekt auf die vom Pollenschlauche ausgehenden Reize hin. Die Entwicklung des Eiembryo ist nach der Ansicht Tretjakows und Hegelmaiers von der vollzogenen Befruchtung abhängig. In der Antipodenzellgruppe findet Embryobildung am häufigsten aus derjenigen Zelle statt,

welche sich durch ihren eiähnlichen Habitus von den beiden anderen unterscheidet, bisweilen aber auch aus zwei oder aus allen drei Antipoden. Da in späteren Stadien die Embryonen in Ei- und Antipodenzellgruppe auf gleicher Entwicklungsstufe gefunden werden, setzt offenbar ihre Entwicklung auch gleichzeitig ein. Es muß also auch die Bildung der Antipodenembryonen von der Befruchtung der Eizelle resp. von den vom Pollenschlauch ausgehenden Reizen abhängig sein. Da Pollenschläuche wohl am Scheitel des Embryosackes, dagegen niemals in dessen Chalazagegend wahrzunehmen waren, schließen beide Beobachter eine direkte Befruchtung der Antipodenzellen wohl mit Recht aus. Außer überzähligen Embryonen intrasaccalen Ursprunges können nun nach Hegelmaier auch noch extrasaccale Adventivembryonen gebildet werden. Sie nehmen ihren Ursprung nicht, wie bei den eigentlichen Vertretern der Nucellarembryonie, aus Zellen des Nucellus, sondern des Integumentes.

Schon die von Strasburger zuerst beschriebenen vier Fälle der Nucellarembryonie hatten gezeigt, daß die Entstehung der Adventivkeime zu verschiedener Zeit, an verschiedener Stelle und offenbar auch in verschiedener Abhängigkeit von den Vorgängen der Bestäubung, der Befruchtung und der Entwicklung eines Eiembryos erfolgt. Ähnliche Unterschiede sind auch bei allen seither bekannt gewordenen Beispielen der Nucellarembryonie festgestellt worden. Die genauere Durchsicht der bis jetzt vorliegenden Angaben ergibt nach zwei Richtungen hin Anhaltspunkte zu einer Vergleichung mit den apogamen und parthenokarpen Pflanzen.

### 1. Abhängigkeit der Adventivembryonen-Bildung von den Vorgängen der Bestäubung und Befruchtung.

In den meisten Fällen setzt die Ausbildung der adventiven Embryonen sicher erst nach dem Eintreffen des Pollenschlauches ein und ist wohl auch von den Vorgängen der Befruchtung abhängig. Bei *Citrus Aurantium* scheint sogar eine gewisse Abhängigkeit von der Entwicklung des Eiembryos vorhanden zu sein; wenigstens beginnt die Entwicklung von Adventivembryonen nicht unmittelbar nach der Befruchtung, sondern, wie die Eientwicklung, erst nach einer Ruheperiode. Für *Funkia ovata* sind die Beziehungen zwischen Entstehung der Adventivembryonen und der Entwicklung des Eiembryos nicht in gleichem Maße sichergestellt, doch wirken auch hier, für den Fall die Befruchtung nicht in jeder Samenanlage erfolgen sollte, zum mindesten vom Pollenschlauch ausgehende Reize als auslösende Momente.

Strasburger hat schon 1877 die Frage aufgeworfen, ob bei *Funkia* und *Nothoscordon* Ausbildung der Adventivkeime nicht auch

ohne Bestäubung und Befruchtung erfolgen könnte. Die Möglichkeit eines solchen Vorganges lag nicht allzu abseits, da ja bei *Caelebogyne* tatsächlich Polyembryonie ohne Bestäubung und Befruchtung sichergestellt worden war.

Ohne Bestäubung fallen bei *Funkia ovata*, wie ich aus eigener Erfahrung nach Versuchen von 1912—1914 mitteilen kann, nicht nur die Entwicklung der Adventivembryonen, sondern auch Frucht- und Samenbildung völlig aus. Die Fruchtknoten kastrierter und isolierter Blüten bleiben allerdings längere Zeit erhalten, schwellen aber nur ganz unbedeutend an, werden allmählich schlaff, beginnen zu vergilben, schrumpfen und fallen schließlich ab[1]).

Auch bei *Opuntia vulgaris* liegt nach den Feststellungen Ganongs (vgl. Fig. 126) zum mindesten stimulative Fruchtbildung und wohl auch stimulative Bildung von Adventivembryonen vor. Ganong selbst nimmt an, daß die Eizelle während der Entwicklung der Samenanlage bald verschwinde und zur Zeit der Adventivkeimbildung sicher nicht mehr vorhanden sei. Ist diese Angabe richtig, so müßte direkte Entwicklungserregung der in der Nähe des Pollenschlauchendes gelegenen Nucelluszellen und indirekte Erregung der in anderen Partien der Nucelluszellschicht gelegenen Initialzellen angenommen werden. Ob diese etwas komplizierte Hypothese notwendig ist, ist zurzeit nur schwer zu beurteilen; ausgeschlossen ist eben nicht, daß die Angaben Ganongs über die frühzeitige Degeneration der Eizelle nicht vollkommen beweiskräftig sind[2]) und die Verhältnisse

[1]) Die Versuche sind im Sommer 1917 mit dem gleichen negativen Resultat von Dr. E. de Marcos-Hanel im Versuchsgarten unseres Institutes wiederholt worden. Die Blüten von *Funkia ovata* zeigten eine auffallende Empfindlichkeit gegen das Einhüllen. Während die Blüten zahlreicher Blütenstände bei freier Bestäubung fast ausnahmslos ansetzten, blieb die Fruchtbildung sowohl unter Pergamentdüten wie unter großen Drahtgeflechtkäfigen spärlich. Von 38 künstlich selbstbestäubten Blüten isolierter Blütenstände setzten 6 Frucht an, von 18 Blüten, die mit Pollen anderer Blüten desselben Stockes belegt wurden, deren 3. Auch von 21 mit Pollen von anderen Stöcken derselben Art belegten Blüten wurden nur 3 Früchte geerntet. 62 kastrierte und unbestäubt bleibende Blüten und ebenso 31 Blüten, denen vor der Anthese die Narben abgeschnitten worden waren, blieben ganz ohne Fruchtansatz.

Kreuzungsversuche hatten bis jetzt nur in einem Falle Erfolg. Von 77 Blüten, die mit Pollen verschiedener anderer Funkien, wie *F. Fortunei, Sieboldiana, undulata mediovariegata* und *lancifolia* bestäubt worden waren, wurden keine Früchte erhalten. Dagegen setzten von 60 Blüten, die mit Pollen einer von van Tubergen, Haarlem, bezogenen „Funkia Thoss Hbögg" bestäubt worden waren, deren 9 an und führten z. T. auch zur Bildung normal aussehender, samenhaltiger Früchte. Die Versuche werden fortgesetzt.

[2]) Aus Ganongs Angaben ist nämlich zu ersehen, daß sein Untersuchungsmaterial offenbar ungenügend fixiert gewesen ist und infolgedessen starke Schrumpfungen des Embryosackinhaltes aufwies. Daher könnte seine Angabe über die Degeneration der sämtlichen Zellen des Eiapparates sehr wohl auf Täuschung beruhen.

mit denjenigen bei *Funkia* übereinstimmen. Hierfür würde weiter sprechen, daß auch bei *Euphorbia dulcis* die Adventivembryonenbildung durch die Bestäubung ausgelöst wird und unterbleibt, wenn die Blüten nicht bestäubt werden. Für die drei letztgenannten Pflanzen steht also wohl sicher, daß die Fruchtbildung von der Bestäubung abhängig ist. Ob die Entwicklungserregung für die Nucelluszellen ebenfalls direkt vom Pollenschlauch oder indirekt vom befruchteten Ei oder dem sich entwickelnden Embryo ausgeht, ist dagegen noch nicht entschieden. Für Frucht-, Samen- und Embryobildung sind aber sicher vom Pollen ausgehende Reize notwendig, sie erfolgen nicht autonom, sondern induziert oder stimulativ.

In einem wichtigen Punkte abweichende Verhältnisse liegen bei *Nothoscordon fragrans* vor. Strasburger hat zunächst an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Blüten, hernach auch an den Stöcken selbst in kastrierten Blüten die ersten Entwicklungsstadien der Adventivkeime auch ohne Bestäubung und Befruchtung sich bilden sehen. Die Samenanlagen blieben bei diesen Versuchen allerdings ziemlich klein und erfüllten die Fruchtknotenhöhle nur zum Teil. Nichtsdestoweniger zeigte sich, daß die Gewebepolster, welche die Adventivkeime erzeugen, sich weiterentwickelt hatten. In den größeren Samenanlagen hatten es manche sogar bis zur beginnenden Sonderung in die einzelnen Keimanlagen gebracht. Von den Zellen des Eiapparates war in allen Samenanlagen keine Spur mehr zu sehen, der Embryosack selber merkwürdigerweise in der Entwicklung zurückgeblieben oder öfters vom umgebenden Nucellargewebe ganz verdrängt, so daß das letztere nun die Anlagen der Adventivembryonen fast allseitig berührte. Die Zellen des Adventivgewebes erschienen inhaltsärmer als bei normaler Entwicklung, inhaltsreich aber gegenüber den sonstigen, fast vollständig entleerten Zellen der Samenanlagen. Schließlich waren die Samenanlagen abgestorben und alsbald völlig zusammengeschrumpft. Durch diese Versuche schien erwiesen, daß bei *Nothoscordon fragrans* eine volle Ausbildung der Samen ohne Zutritt des Pollenschlauches nicht möglich, das Adventivkeime liefernde Gewebepolster allerdings imstande sei, sich ganz unabhängig von äußeren Einflüssen zu entwickeln. Die Keimanlagen gehen aber zugrunde, weil die sie bergenden Samenanlagen nicht entwicklungsfähig sind. Diese sind in ihrer Entwicklung vom Zutritt des Pollenschlauches abhängig, wobei dahingestellt bleiben kann, ob er durch seinen Inhalt oder bloß durch den Kontaktreiz zu wirken hat. Bei *Nothoscordon fragrans* wäre demnach die Keimbildung autonom, die Samenbildung dagegen stimulativ. Damit auch Ausbildung entwicklungsfähiger Samen aus kastrierten Blüten möglich würde, müßte

zur autonomen Adventiv-Keimbildung auch die Fähigkeit der autonomen Ausbildung tauber Samen hinzukommen[1]).

Beide Fähigkeiten vereinigt nun *Caelebogyne* und wahrscheinlich auch *Xanthophyllum Bungei*. Zum mindesten für *Caelebogyne* ist festgestellt, daß sie einerseits Adventivkeime aus dem Nucellargewebe, anderseits auch taube Samen auszubilden vermag. Kommen in den letzteren Adventivkeime zur Entwicklung, so entstehen die keimfähigen und polyembryonaten Samen, die für diese Pflanze schon so lange bekannt sind und zu so vielen Diskussionen Anlaß gegeben haben.

*Caelebogyne ilicifolia* und *Xanthophyllum Bungei* sind bis jetzt die einzigen Beispiele völlig autonomer Frucht- und Samenbildung in Verbindung mit Nucellarembryonie. Hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von den Vorgängen der Bestäubung und Befruchtung liegen also die Verhältnisse bei den einzelnen Nucellarembryonaten verschieden. Drei Hauptfälle sind zu unterscheiden:

a) Kombination von stimulativer Fruchtbildung mit stimulativer Samen- und Embryobildung. Fruchtbildung in allen Fällen zum mindesten abhängig von den Vorgängen der Bestäubung, wahrscheinlich aber auch von der Befruchtung der Eizelle und den Vorgängen der Samenbildung.

Die Entstehung von Nucellarembryonen geht neben der Entwicklung eines Eiembryos einher: *Citrus Aurantium*.

Die Entstehung der Nucellarembryonen ist zum mindesten von direkter oder indirekter Reizwirkung des Pollenschlauches, wahrscheinlich aber von der Befruchtung der Eizelle abhängig: *Funkia ovata*, *Opuntia vulgaris*, *Euphorbia dulcis*.

b) Kombination von wahrscheinlich fakultativ stimulativer Frucht- und Samenbildung mit autonomer Bildung von Nucellarembryonen: *Nothoscordon fragrans*.

c) Autonome Frucht- und Samenbildung, mit oder ohne Verbindung mit autonomer Embryobildung, also Fähigkeit zur Bildung von tauben wie von keimhaltigen Samen: *Caelebogyne ilicifolia*, *Xanthophyllum Bungei*.

[1]) Nach einer Mitteilung von W. Bally (1916) ist bei *Nothoscordon fragrans* wenigstens partiell auch autonome Frucht- und Samenbildung möglich. Während es Strasburger nicht gelang, in unbestäubten Blüten Samen zur Entwicklung und Reife zu bringen, schreibt Bally: „Bei einer genügend großen Anzahl von Kastrationsversuchen gelingt es ganz gut, etwa die Hälfte der kastrierten Blüten zur Weiterentwicklung und Samenbildung zu bringen.“ Auch er weist darauf hin, daß in den unbestäubten Blüten (d. h. wohl vor der Zeit der Anthese) die Nucellarwucherungen der Samenanlagen schon in einem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium angetroffen werden.

## 2. Verschiedenheiten im Ort der Entstehung der Adventivembryonen.

Eine zweite Gruppe von Unterschieden im Verhalten der einzelnen Nucellarembryonaten, die mit der verschiedenen Abhängigkeit von den Vorgängen der Bestäubung, Befruchtung und der Bildung eines Eiembryos wenigstens ungefähr parallel zu gehen scheint, betrifft den Ort der Entstehung der Adventivembryonen.

Bei mehreren Vertretern der Nucellarembryonie, nämlich bei *Funkia ovata*, *Mangifera indica*, *Evonymus latifolius*, ebenso bei *Nothoscordon fragrans* bilden sich die Adventivembryonen stets in unmittelbarer Nachbarschaft des Eiapparates aus. Bei *Nothoscordon* ist nach Strasburger der Ursprung des Nucellarpolsters in einem einfachen

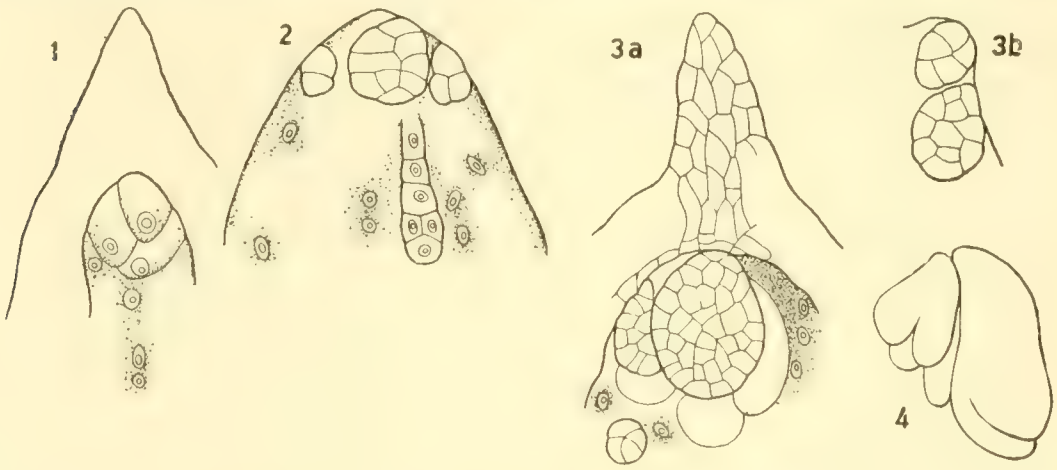



Fig. 127. Nucellarembryonie bei *Euphorbia dulcis (Jacq.) purpurata Thuill.* *1* Scheitel von Nucellus und Embryosack mit Eiapparat und ersten Endospermkernen. *2* Im Embryosackscheitel ein mit Suspensor versehener Proembryo (Eiembryo?), *3* Adventiv-Vorkeime ohne Suspensoren und Endospermkerne. *3a* und *b* Schnitthälften eines Embryosackes mit einer größeren Anzahl verschieden weit entwickelter Adventivembryonen nebst Endospermkernen, die Embryonen teilweise nur in Umrissen gezeichnet; *4* Gruppe von 3 Embryonen aus einem Samenscheitel herauspräpariert. Nach Hegelmaier (1903, Taf. II, Fig. 2, 4, 5, 8a und b, Vergr. der Fig. 1—3 370/1; Fig. 4 Vergr. 50/1; alle Fig. bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkl.).

oder doppelten Zellenring am Scheitel des Embryosackes zu suchen, welcher direkt oder in geringem Abstand die oberste Zelle des Nucellus umgibt. Seine Zellen allein scheinen zur Bildung von Embryonen befähigt zu sein.

Bei *Allium odorum* entspringen die Adventivembryonen verschiedenen, ziemlich willkürlichen Stellen der Embryosackwand, fast durchweg aber in größerem Abstand vom Eiapparat. Hierin, wie auch durch den morphologischen Charakter des Gewebes, aus welchem sie hervorgehen, unterscheiden sie sich wesentlich von den sonst ähnlichen Nucellarembryonen. Sie nehmen ihren Ursprung aus dem Integument und entsprossen seltener der konkaven Seite der stark gebogenen Samenanlage, weil diese offenbar nur

wenig freien Raum bietet, sondern gewöhnlich der stark gedehnten Konvexseite. Auch bei den Alchemillen dürfte eine ähnliche unregelmäßige Verteilung der Adventivembryonen möglich sein, wenigstens nimmt der von Murbeck für *Alchemilla pastoralis* gezeichnete Nucellarembryo seinen Ursprung dicht an der Basis des Embryosackes.

Die beiden eben beschriebenen Typen in der Lokalisierung der Embryonen sind durch solche Formen miteinander verbunden, die

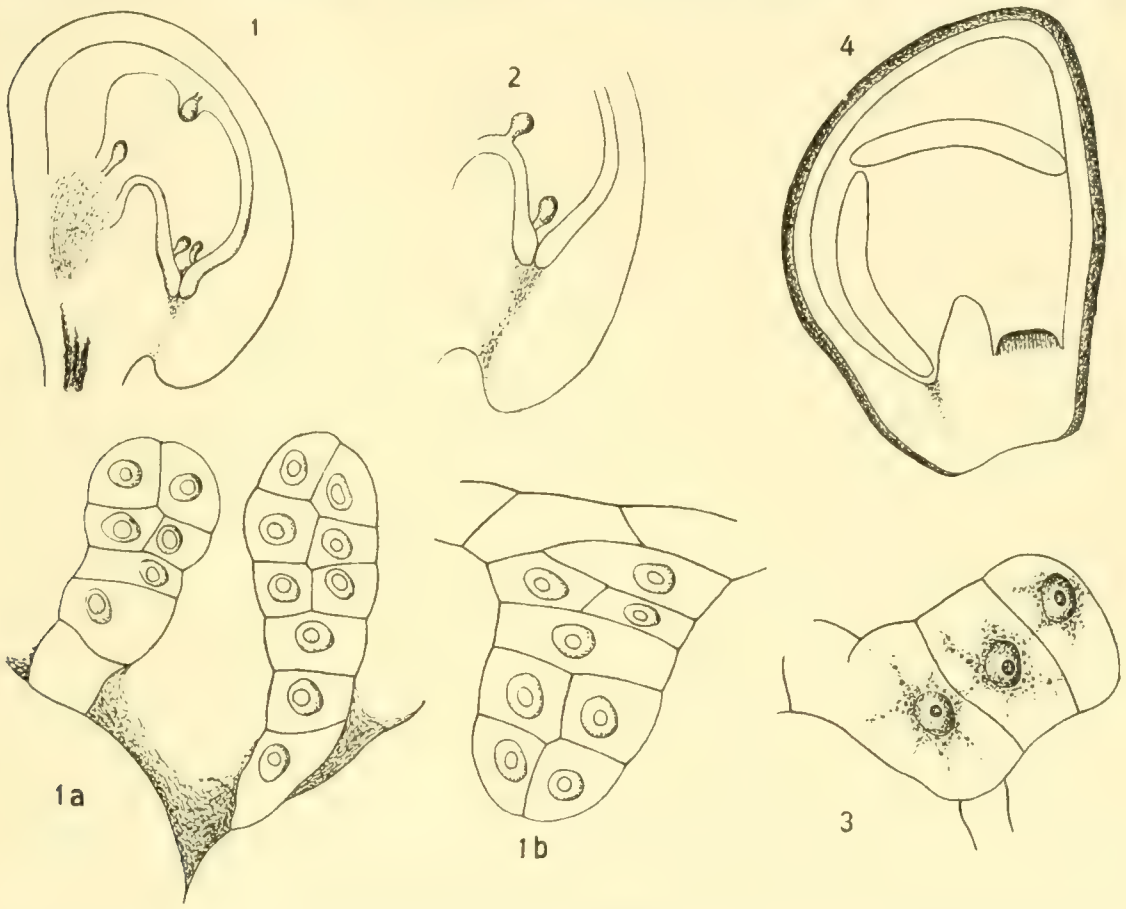



Fig. 128. Polyembryonie bei *Allium odorum L.* *1* Medianschnitt durch eine Samenanlage mit 4 Proembryonen: Eiembryo, Synergidenembryo, Antipodenembryo und einem auf der konvexen Seite fast median gelegenen, wandständigen Proembryo, *1a* Ei- und Synergidenembryo, *1b* wandständiger Adventivembryo aus Fig. 1. *2* Teil eines Medianschnittes durch eine Samenanlage mit Eiembryo und einem auf der Konkavseite des Embryosackes entspringenden wandständigen Embryo, *3* jugendlicher, wandständiger Proembryo von der Konkavseite eines Embryosackes; *4* älterer Same halbiert, mit zwei noch nicht ganz ausgewachsenen Embryonen, einem Embryo aus einer Zelle des Eiapparates und einem wandständigen Adventivembryo, beide in festem Endosperm steckend. Nach Hegelmaier, (1897, Taf. III, Fig. 2, 2a und b, 5, 6 und 12).

sowohl zur Bildung von Vorkeimträgern in der Umgebung des Eiapparates wie auch entfernter, einzelner Embryonen befähigt sind. Dies ist bei *Citrus Aurantium* und bei *Opuntia vulgaris* der Fall. Für die letztere Pflanze (vgl. Fig. 126) macht

Ganong speziell darauf aufmerksam, daß die Embryonen an zwei verschiedenen Stellen gebildet werden: die einen aus unregelmäßigen Zellkörpern am Mikropylarende des Embryosackes, die anderen aus seitlichen Partien der Embryosackwandung. Die ersteren seien von unregelmäßiger, an die Vorkeimträger erinnernder Gestalt, die letzteren mehr regulär gebildet.

Eindeutige Beziehungen zwischen Entstehungsort der Adventivembryonen und den Vorgängen der Befruchtung sind noch nicht sicher festgestellt worden. Das Wesen der stimulativen Nucellarembryonie scheint aber immerhin Entwicklung der Adventivembryonen in der Umgebung des Eiapparates, also dem Orte der unmittelbarsten Reizwirkung, zu begünstigen. Bei geringerer Notwendigkeit eines Entwicklung auslösenden Reizes dagegen treten Embryonen auch in größeren Abständen vom Eiapparat auf und bei autonomer Nucellarembryonie ist die Fähigkeit zur Embryobildung aus irgendwelchen Nucelluszellen an der Oberfläche des Embryosackes zu erwarten. Das gilt für nachgewiesenermaßen autonom apogame Pflanzen, wie *Alchemilla*, trifft aber auch zu für das vermutlich induziert apogame *Allium odorum* [1]). Die autonom nucellarembryonate *Caelebogyne* allerdings macht von dieser Möglichkeit keinen oder wenigstens nicht einen auffallend starken Gebrauch.

Die in unmittelbarer Umgebung des Eiapparates zur Entwicklung kommenden Nucellarembryonen unterscheiden sich von den zerstreut und vereinzelt an der übrigen Oberfläche des Embryosackes auftretenden auch in der Art ihrer ersten Entwicklung. In

[1]) Frucht- und Samenbildung sind bei *Allium odorum*, wie bei einigen nucellarembryonaten Pflanzen, ebenfalls von den Vorgängen der Bestäubung abhängig, wahrscheinlich auch vom Eindringen der Pollenschläuche in die Samenanlagen und von der Befruchtung der Eizellen. Dafür sprechen die Resultate von Bestäubungs- und Kreuzungsversuchen, die im Sommer 1917 von E. de Vries im Versuchsgarten unseres Institutes ausgeführt wurden.

Selbstbestäubung und Fremdbestäubung lösten Frucht- und Samenbildung aus. Autonome Parthenokarpie geht *Allium odorum* gänzlich ab. Alle im Knospenstadium kastrierten und hernach isolierten Blüten setzten nicht an. Ebenso unterblieb jede Frucht- und Samenbildung an denjenigen Blüten, die mit Pollen einiger anderer, gleichzeitig blühender *Allium*-Arten belegt worden waren:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Bei künstlicher Selbstbestäubung . . . | setzten von | 45 | Blüten | 34 Frucht u. Samen an |
| „ Bestäubg. m. Pollen anderer Blüten desselben Stockes . . . | „ | 23 | „ | 15 „ „ „ „ |
| „ Bestäubg. m. Pollen aus Blüten anderer Stöcke . . . . | „ | 24 | „ | 14 „ „ „ „ |
| „ Isolierung unkastrierter Blüten . . | „ | 75 | „ | 26 „ „ „ „ |
| „ „ kastrierter „ . . | „ | 42 | „ | 0 „ „ „ „ |
| „ Bestäubg. m. Pollen v. *Allium porrum* | „ | 16 | „ | 0 „ „ „ „ |
| „ „ „ „ „ *A. suaveolens* | „ | 13 | „ | 0 „ „ „ „ |
| „ „ „ „ „ *A. angulosum* | „ | 11 | „ | 0 „ „ „ „ |
| „ „ „ „ „ *A. roseum* | „ | 10 | „ | 0 „ „ „ „ |

der Umgebung des Eiapparates wird die Entwicklung der Keime fast stets durch Bildung unregelmäßiger Zellwucherungen eingeleitet, die hierauf zu Proembryoträgern werden, an deren Oberfläche erst die eigentlichen Embryonen entstehen. Einzeln an verschiedenen Stellen der Embryosackoberfläche entsprossende Adventivembryonen dagegen scheinen stets aus je einer bestimmten Nucelluszelle hervorzugehen und stimmen schon nach wenigen Teilungen im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung mit typischen Eiembryonen in der Hauptsache überein. Im einen wie im anderen Falle sind später die Adventivembryonen in ihrer Entwicklung und Differenzierung von normalen Eiembryonen nur durch die abweichende Stellung im Inneren der Samen zu unterscheiden[1]). Für alle gilt wohl der Satz aus Strasburgers (1878a, S. 64) Beschreibung der Entstehung und Ausbildung der Nucellarembryonen bei *Funkia ovata*: „Sie verdanken einer Art innerer Sprossung ihre Entstehung und ich wüßte sie zunächst mit nichts anderem, als etwa mit den Adventivsprossen zu vergleichen, die aus einzelnen Epidermiszellen der Begonienblätter entstehen, nur daß die Sprosse hier, dem Orte ihrer Entstehung gewissermaßen angepaßt, den vollständigen Habitus der Embryonen annehmen."

Auch später ist in zusammenfassenden Übersichten die Ähnlichkeit der Adventivembryobildung mit anderen Vorgängen vegetativer Keimbildung mehrfach betont worden. So weist Jost (1913, S. 495) auf die Gleichartigkeit der Adventivembryonen verschiedenen Ursprungs mit normalen Eiembryonen hin mit den Worten: „Es zeigt sich nämlich, daß alle Zellen, die im Embryo-

[1]) Ziemlich weitgehende Verschiedenheiten existieren dagegen im späteren Schicksal der adventiv erzeugten Embryonen. Sie kommen für unsere Auffassung vom Wesen der Nucellarembryonie weniger in Betracht.

In Samen von *Citrus Aurantium* findet man häufig mehrere ungefähr gleichgroß und kräftig entwickelte Embryonen, neben anderen, die bedeutend kleiner geblieben sind. Bei der Keimung von *Citrus*-Samen liefert die Mehrzahl mehrere Keimpflanzen. Das gleiche ist nach der Darstellung von Hegelmaier (vgl. Fig. 127) auch bei *Euphorbia dulcis* der Fall. In den reifen Samen von *Mangifera indica* fand schon Schacht (1859, II. S. 395) zwei bis vier Keime, während bei einer anderen nahe verwandten Art konstant nur ein Embryo im Samen vorhanden war. Auch in den großen Samen von *Bombax aquaticum* sind stets mehrere gut entwickelte und entwicklungsfähige Keime vorhanden.

Bei anderen Vertretern der Nucellarembryonie, die zunächst ebenfalls eine größere Anzahl von Embryoanlagen bilden, werden in späteren Stadien in der Regel nur noch ein oder wenige große und vollkommen ausgebildete Embryonen getroffen. Die anderen Anlagen sind im Wachstum zurückgeblieben und liefern bei der Keimung, wenigstens ohne künstliche Nachhilfe, keine Pflanzen. Das ist nach den Angaben von Hegelmaier offenbar bei *Allium odorum* der Fall. Ganong gibt an, daß bei *Opuntia vulgaris* nur ungefähr die Hälfte der Samen mehr als einen Keimling erzeugt. Auch meine eigenen Keimversuche mit Samen von *Funkia ovata* haben zu demselben Ergebnis geführt.

sack enthalten sind oder in ihn hineingelangen, die gleiche Form annehmen wie der ‚normale' Embryo. Es muß also die Embryosackzelle einen diesbezüglichen Reiz auszuüben imstande sein."

So ist also die Adventivembryobildung aus Nucellar- oder Integumentzellen den Vorgängen vegetativer Vermehrung beigerechnet worden. Es handelt sich auch bei ihr um die apomiktische Entstehung von Sporophyten aus Teilen eines Sporophyten. Nach Winkler (1908, S. 303) unterscheidet sie sich „von der Entstehung adventiver Knospen etwa am Hypokotyl von *Euphorbia cyparissias* oder *Linum usitatissimum* nur dadurch, daß sie sich innerhalb der Makrospore abspielt und daß die Adventivsprosse morphologisch echten Sprossen gleichen. Mit Parthenogenesis oder Apogamie direkt haben sie nichts zu tun". Den letzten Satz möchte ich nicht unterschreiben. Es erscheint mir wahrscheinlich und zum Teil jetzt schon beweisbar, daß die Nucellarembryonie einerseits Beziehungen zur Apogamie, anderseits zur Parthenokarpie zeigt. Ich vermute, daß sie als eine weitere, mit diesen beiden Gruppen von Erscheinungen durch dieselbe Ursache bedingte Abweichung vom normalen Fortpflanzungsprozeß aufzufassen ist.

## II. Über die Ursachen der Nucellarembryonie und ihre Stellung zu anderen Formen apomiktischer Fortpflanzung.

Die große Ähnlichkeit in der Ausbildung der Nucellarembryonen mit sonstigen Vorgängen vegetativer Vermehrung ist wohl der Grund, daß über die Ursache der Nucellarembryonie, im Gegensatz zur Apogamie, fast gar nicht diskutiert worden ist. Wie bei zahlreichen anderen Beispielen des Ersatzes geschlechtlicher durch ungeschlechtliche Fortpflanzung schien auch hier Gleichzeitigkeit im Auftreten der adventiven Embryonen mit der Schwächung der Sexualität oder infolge der letzteren gegeben. Einzelne Anhaltspunkte dazu waren auch vorhanden.

So schrieb Strasburger (1878a, S. 64) im Anschluß an seine Untersuchungen an *Funkia ovata*: „Ob der Umstand, daß die Pflanze sich auf solchem Wege vermehren kann, es mit sich bringt, daß die Antheren in den meisten Blüten mangelhaft stäuben, will ich dahingestellt sein lassen." Seiner späteren Stellungnahme zur Frage nach der Entstehung der Apogamie würde entsprechen die Annahme eines allmählichen Überganges von normaler Bildung sexuell erzeugter Eiembryonen zur Nucellarembryonie, vielleicht gerade als Folge einer Schwächung der Sexualität, der Pollenbildung und der Fähigkeit zur Entwicklung der Eiembryonen. Doch hat er, so weit ich ersehe, diesen Gedanken an keiner Stelle seiner zahlreichen Arbeiten über Fortpflanzungsvorgänge eigentlich ausgesprochen. Eine in dieser Ge-

dankenrichtung liegende, allerdings viel weitergehende Ansicht ist uns übrigens später nicht vorenthalten worden. Es schreibt nämlich Eichinger (1910, S. 770): „Von diesen Adventivembryonen entwickeln sich gewöhnlich eine Mehrzahl vollkommen normal und liefern bei der Keimung auch selbstständige Keimlinge. Man kann gerade aus letzter Tatsache eine Erklärung für die Bildung der Adventivembryonen dahin geben, daß man annimmt, daß die Pflanze wirklich Polyembryonie anstrebt, um ihre Verbreitungsmöglichkeiten zu vermehren (von mir gesperrt!). Sie erreicht dies dadurch, daß sie aus beliebigen Nucellarzellen Embryonen erwachsen läßt, die den nur in der Einzahl vorhandenen normalen Embryo einfach verdrängen." Irgendwelche Anhaltspunkte, welche ernstlich für die Berechtigung dieser Ansicht und die Möglichkeit eines experimentellen Nachweises ihrer Richtigkeit sprechen würden, scheinen mir völlig zu fehlen.

Ähnlich wie für die parthenokarpen Pflanzen ist übrigens auch schon für die Vertreter der Polyembryonie ein Zusammenhang zwischen Lebensweise und ungewöhnlicher Fortpflanzungsart angenommen worden. So weist Hegelmaier auf diese Möglichkeit hin, allerdings unter starker Betonung der Schwierigkeiten, die sich dieser Annahme entgegenstellen, indem er (1897, S. 139) schreibt: „Mehrere der Mono- und Dikotyledonen, bei denen Polyembryonie bekannt ist, u. a. auch das (dem *Allium odorum*) verwandte *N. fragrans*, befinden sich seit mehr oder weniger langen Zeiträumen in domestiziertem Zustand; aber dasselbe ist ja von einer ganzen Anzahl anderer Formen gerade der Gattung *Allium* zu sagen, und wie sich jene Pflanzen im spontanen Zustand verhalten oder verhalten haben, ist nicht untersucht. Auch von *Allium odorum* ist zurzeit in dieser Hinsicht nichts bekannt; das Material für meine Beobachtungen ist mindestens seit etlichen Jahrzehnten im hiesigen Garten kultiviert und Ähnliches wird wohl auch von dem Material Tretjakows gelten, da die Pflanze im europäischen Rußland nicht einheimisch ist."

Eine Ausdehnung unserer Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung apogamer Pflanzen auf diese weitere Gruppe aponiktischer Fortpflanzungsvorgänge macht einen Vergleich der nucellarembryonaten Pflanzen mit Bastarden und mit den anderen apomiktischen Fortpflanzungsvorgängen notwendig, welche wir als Folgen von Hybridisation in Anspruch genommen haben.

Für die Bastardnatur der bis jetzt bekannten Beispiele von Nucellarembryonie ist vorderhand recht wenig ins Feld zu führen. Einige derselben, wie *Citrus Aurantium, Mangifera indica* sind alte

Kulturpflanzen. Ihr Ursprung ist wohl nicht mehr zu analysieren. Bei ihrer Entstehung kann aber, dafür spricht schon die Rassen- und Sortenvielheit der *Citrus*-Arten[1]), Bastardierung sehr wohl einen wesentlichen Anteil gehabt haben. Andere Pflanzen mit Polyembryonie wie *Funkia ovata, Nothoscordon fragrans, Allium odorum, Euphorbia dulcis, Evonymus* usw. gehören Verwandtschaftskreisen an, in denen Bastarde häufig oder wenigstens nicht selten sind.

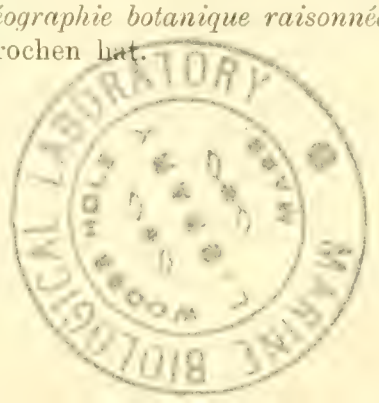
Zwar nicht gerade für die Bastardhypothese, aber entschieden gegen die Annahme allmählicher Entstehung der Nucellarembryonie in Verbindung mit sexueller Schwächung, spricht auch der Umstand, daß sie in mehreren Verwandtschaftskreisen bei einzelnen Formen gänzlich isoliert auftritt. Das ist z. B. innerhalb der Gattung *Opuntia* der Fall. Die Entdeckung der Nucellarembryonie von *Opuntia vulgaris* ist ganz gelegentlich, beim Studium der Samenkeimung, erfolgt, und Ganong gibt an, bei der Untersuchung von nicht weniger als 75 Arten dieser Gattung keinen weiteren Beispielen von Polyembryonie begegnet zu sein. Immerhin erwähnt er, daß schon früher (vgl. Braun, 1859, S. 155) Engelmann in einem Samen von *Opuntia tortispina* zwei Embryonen angetroffen und Braun es für wahrscheinlich gehalten habe, daß auch bei *Opuntia glaucophylla* dieselbe Erscheinung vorkommen könnte. Erst in allerneuester Zeit hat Hull (1915) bei *Opuntia Rafinesquii* einen neuen Fall habitueller Nucellarembryonie in dieser Gattung beschrieben.

Gerade das verschiedenartige Auftreten, in einzelnen Verwandtschaftskreisen als allgemein habituelle Fortpflanzungsart, in anderen beschränkt auf einen oder wenige einzelne Vertreter, macht meiner Ansicht nach die Annahme unabweisbar, daß in allen Fällen eine gemeinschaftliche Ursache vorhanden sein muß, die sicherlich nicht in verschiedenartigen äußeren Bedingungen zu suchen sein wird.

Zugunsten eines hybriden Ursprunges der Nucellarembryonie kann auch das Verhalten der Eiembryonen gedeutet werden. In keinem einzigen Falle von Nucellarembryonie ist sicher festgestellt, daß der Eiembryo völlig entwicklungsfähig ist und daß aus demselben auch wirklich eine neue Pflanze hervorgeht. In den meisten Fällen setzt die Entwicklung des Eiembryos entweder gar nicht ein oder er wird schon auf frühen Stadien von den kräftigeren Nucellarembryonen überholt und allmählich verdrängt.

---

[1]) Nach Darwin (1868, I. S. 421) hat Gallesio schon in seinem *Traité du Citrus* (1811) vier *Citrus*-Arten unterschieden, „von denen eine jede Art Gruppen von Varietäten, Monstrositäten und mutmaßlichen Bastarden Entstehung gegeben hat.“ Der gleichen Literaturstelle ist auch zu entnehmen, daß sich 1855 Alph. de Candolle in seiner *Géographie botanique raisonnée* für die Bastardnatur mancher *Citrus*-Formen ausgesprochen hat.



Bleibt also, was bei *Caelebogyne* nicht allzu selten ist, mit der Entwicklung eines Eiembryos auch diejenige von Adventivembryonen aus, so entstehen taube Samen, ganz gleich wie bei vielen Bastarden, welche nach vollzogener Befruchtung die Embryobildung auf verschiedenen Stadien der Entwicklung sistieren oder wenigstens (z. B. bei einzelnen *Oenothera*-Kreuzungen) doch keine oder nur selten entwicklungsfähige Keime liefern. Sowohl bei semisterilen Hybriden, wie bei den nucellarembryonaten Pflanzen scheinen trotz des Eintritts der Befruchtung die Wechselbeziehungen zwischen Ei- und Spermakern gestört oder zum mindesten nicht derart zu sein, daß eine harmonische Entwicklung der Embryonen möglich wäre.

Übereinstimmungen zwischen nucellarembryonaten Pflanzen und anerkannten Bastarden ihrer Verwandtschaft festzustellen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Unsere bisherigen Kenntnisse sind auf die Feststellung der Nucellarembryonie und eventuell deren Abhängigkeit von den Vorgängen der Bestäubung und Befruchtung beschränkt. Keine einzige dieser Pflanzen ist seit der Feststellung ihrer Befähigung zur adventiven Keimbildung als Gegenstand eingehender Fragestellung erneut embryologisch und cytologisch untersucht worden. Wir sind bei keiner einzigen (die apogamen Alchemillen natürlich ausgenommen) über die Vorgänge der Pollenentwicklung, der Tetradenteilung in der Embryosackmutterzelle und über die erste Entwicklung des Embryosackes orientiert. Der Verlauf der Reduktionsteilung ist unbekannt und so ist auch noch für keine einzige dieser Pflanzen festgestellt, ob wirklich die Kerne der Pollenkörner und namentlich diejenigen der Embryosäcke mit haploider Chromosomenzahl ausgerüstet sind. Auch über das Verhältnis der Chromosomenzahlen der wichtigsten nucellarembryonaten Pflanzen zu den nächstverwandten normalsexuellen Formen liegen noch keine Angaben vor, aus denen sich weitere Anhaltspunkte für ihren Ursprung ergeben würden.

Eingehendere Kernteilungsstudien sind bis jetzt erst in den Verwandtschaftskreisen der polyembryonaten *Funkia ovata* und *Allium odorum* sowie an *Citrus* angestellt worden.

In der Gattung *Funkia* ist im besonderen die Chromosomenzahl von *F. Sieboldiana* schon mehrere Male zu bestimmen versucht worden. Erstmals wurde ihre Chromosomenzahl, bzw. die Anzahl der Doppelchromosomen in den Pollenmutterzellen, von Strasburger (1900, S. 45) zu 24 bestimmt. Sie sind, wie auch durch alle seitherigen Untersuchungen immer wieder bestätigt worden ist, von sehr verschiedener Größe. Neben 6 Paar langen Chromosomen wurden 18 Paare kurzer Chromosomen gefunden. Im übrigen blieben die Chromosomenverhältnisse von *F. Sieboldiana* noch in

mehrfacher Hinsicht unklar[1]), doch dürfte nun wohl feststehen, daß F. Sieboldiana haploid 24, diploid 48 Chromosomen führt. Die letztere Anzahl, ebenso das Auftreten von 24 Gemini, gilt nach Sykes (1908) auch für *Funkia ovata*. Ob aber auch die Embryosackkerne von *F. ovata* diese Chromosomenzahl aufweisen, ist noch nicht untersucht worden.

Etwas günstigere Verhältnisse liegen in bezug auf Chromosomengröße und Chromosomenzahl in den Gattungen *Allium* und *Citrus* vor. Miyake (1906, S. 102) hat z. B. die reduzierte Chromosomenzahl von *Allium Victorialis* und *A. Cepa* zu 8 bestimmt. Die gleiche Chromosomenzahl ist (vgl. Tischler, 1915, S. 200) vorher und nachher bei einer ganzen Anzahl anderer *Allium*-Arten festgestellt worden[2]). Über *Allium odorum* allerdings steht noch jede Angabe über Chromosomenzahl im Sporophyten wie im Gametophyten völlig aus. Dieselbe niedrige Chromosomenzahl wie die meisten der untersuchten *Allium*-Arten weisen nach Strasburger auch die *Citrus*-Arten und Rassen auf. Für *Citrus Aurantium subsp. amara* und *subsp. sinensis* gibt er acht als haploide Chromosomenzahl an. Ebensoviele fand er bei *C. medica subsp. Bajoura* und Osawa (1912) bei *C. nobilis f. „Unshu"*.

Immerhin sind zurzeit auch in cytologischer Hinsicht die notwendigen Grundlagen für eine eingehende Vergleichung der eben genannten wie auch aller anderen nucellarembryonaten Pflanzen mit sterilen und semisterilen Hybriden noch nicht vorhanden. Dagegen scheinen mir eine ganze Anzahl von Momenten gegeben zu sein, welche für Beziehungen der Nucellarembryonie zu verschiedenen Formen der Apomixis, im besonderen zur ovogenen Apogamie und Aposporie einerseits,

[1]) Strasburger erwähnt nämlich weiter, daß die Chromosomenzahl auch in den vegetativen Zellen nicht größer als 24 sei. Es erschien ihm fraglich, ob die Zahl 24 in den Pollenmutterzellen als die reduzierte Zahl gelten dürfe. Noch 1906 hat er und mit ihm Miyake die Annahme vertreten, „daß die reduzierte Chromosomenzahl auch hier eigentlich 12, wie bei vielen anderen Liliaceen, beträgt und nur eine Erhöhung durch spätere Trennungen von 6 Chromosomen in kleinere Abschnitte erfuhr." Den Grund dieser Chromosomenzerlegung glaubte er darin sehen zu dürfen, „daß in der heterotypischen Kernplatte unter den gegebenen Raumverhältnissen eine erwünschte Sonderung der gepaarten Elemente zustande kommt, während sich in den typischen Kernen die langen Chromosomen auf entsprechendem Stadium verflechten". 1908 ist es Sykes gelungen, in vegetativen Kernteilungen von *Funkia Sieboldiana,* wie auch bei *Funkia ovata,* Chromosomenzahlen zwischen 36 und 48, meistens mit starker Annäherung an die letztere Zahl festzustellen. Daraus geht hervor, daß 24 wirklich die reduzierte, 48 die diploide Chromosomenzahl dieser Funkien sein wird.

[2]) Daß auch in dieser Gattung indes nicht völlige Übereinstimmung herrscht, zeigt der Umstand, daß Miyake bei *Allium Molly* immer nur 7 Doppelchromosomen fand und diese Anzahl, wenigstens bei den von ihm untersuchten Individuen dieser Art, für die normale Zahl der reduzierten Chromosomen hält.

zu den Erscheinungen der Parthenokarpie anderseits und ebenso dafür sprechen, daß die hypothetische Ursache all dieser Erscheinungen, die Hybridation, auch als Ursache der Nucellarembryonie in Anspruch genommen werden darf.

## 1. Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und ovogener Apogamie.

Auf Übereinstimmungen zwischen Nucellarembryonie und Apogamie hat zuerst de Bary (1878, S. 483) aufmerksam gemacht, kurz nach den ersten Mitteilungen Strasburgers über die Bildung der Adventivembryonen in den Samen von *Funkia ovata* und *Allium fragrans*. In folgenden Punkten sah er eine überraschende Ähnlichkeit zwischen den von ihm untersuchten apogamen Farnen und den Adventivembryonen bildenden Angiospermen:

1. Ausbildung von äußerlich anscheinend völlig normalen, aber funktionsunfähigen weiblichen Organen.

2. Vorkommen anscheinend regulärer und zeugungsfähiger männlicher Organe, also von spermatozoidenbildenden Antheridien einerseits, zur Schlauchbildung befähigter Pollenkörner anderseits.

3. Ersatz der regulären Embryobildung durch Sprossung und Entstehung der Adventivembryonen an oder dicht neben den Orten, wo bei geschlechtlichen Spezies die normale Embryobildung stattfindet.

Das einzige Bedenken, welches de Bary gegen einen völligen Parallelismus der beiden Erscheinungen geltend machte, gründete sich darauf, daß nach den Beobachtungen Strasburgers bei einzelnen polyembryonaten Pflanzen ein Pollenschlauch in das Ovulum eindringt und dessen Mitwirkung für die Bildung der adventiven Embryonen notwendig erscheint. Ob dies wirklich der Fall ist, war damals noch nicht definitiv entschieden und müßte, wie de Bary beifügt, noch untersucht werden. Immerhin verweist er darauf, daß in einem Fall *(Caelebogyne)* adventive Embryonen sicher ohne Mitwirkung eines Pollenschlauches gebildet werden, und also die Übereinstimmung mit der Apogamie der Farne wenigstens in diesem einen Falle vollkommen sei.

Unter Berücksichtigung der neueren Ansichten über den Generations- oder Phasenwechsel bei den Embryophyten ist allerdings, trotz der von de Bary hervorgehobenen Vergleichspunkte, eine wirkliche Homologie zwischen der Apogamie der Farnprothallien und der Nucellarembryonie der Angiospermen nicht vorhanden. Die apogam entstehenden Farnkeime entstehen aus diploiden Zellen eines Gametophyten, die Nucellarkeime der Angiospermen dagegen gehören ihrer Entstehung nach dem Sporophyten an. Ein direkter Vergleich ist nur zwischen den apogamen Keimen der

Farne und den intrasaccal entstehenden Embryonen von Angiospermen, also den Fällen ovogener und somatischer Apogamie, d. h. Embryobildung aus Eizelle, Synergiden oder Antipoden diploidkerniger Embryosäcke, möglich. In ihrer Bedeutung für die Erhaltung und Fortpflanzung sind allerdings Apogamie und Nucellarembryonie der Angiospermen völlig gleichwertig. In beiden Fällen unterbleibt für die Bildung neuer Keime jede quantitative und qualitative Reduktion. Im einen Fall entwickelt sich der Keim aus einer Zelle eines diploidkernigen Gametophyten. Im anderen wächst eine diploidkernige Zelle des Sporophyten in den meistens wohl haploidkernigen Embryosack hinein, dessen Zellen selbst weder autonom noch stimulativ entwicklungsfähig sein dürften. Gerade diese Übereinstimmung im Effekt macht es auch begreiflich, daß Bildung von Adventivembryonen bei den ovoapogamen Angiospermen trotz aller anderen Unregelmäßigkeiten, welche deren Fortpflanzungsprozesse sonst auszeichnen, eine verhältnismäßig große Seltenheit bleibt[1]). Es schließen sich diese beiden Arten apomiktischer Keimbildung in der Hauptsache schon aus ernährungsphysiologischen Gründen von selbst aus. Nach Durchführung der Haploidphase mit der diploiden Chromosomenzahl ist ovogene oder somatische Apogamie das Naheliegendste. Die Entwicklungshemmung ist für die diploidkernige Eizelle in Fällen autonomer Apogamie gering oder wird durch Ernährungseinflüsse überwunden. Die dem Embryosacke zugeführten Nährstoffe finden ohne weiteres die ihnen zukommende Verwendung, entwicklungserregende Reize auf andere Elemente der Samenanlagen und damit der Anstoß zur Entwicklung von extrasaccalen Adventivembryonen bleiben aus. Daß immerhin ovogene Apogamie die Nucellarembryonie nicht völlig ausschließt, zeigen die Befunde von Murbeck (1902) bei den Alchemillen. Bei *A. pastoralis* hat er, allerdings nur in einem einzigen Ovulum, einen adventiven Embryo unzweifelhaft nucellaren Ursprunges festgestellt. Im oberen Teil des betreffenden Embryosackes (vgl. Fig. 129) findet sich ein vierzelliger, aus der unbefruchteten Eizelle hervorgegangener Embryo nebst einer Synergide. An der Basis des Embryosackes sind die drei Antipoden, in seiner Mitte liegt ein dreizähliger Kernkomplex, d. h. die beiden Polkerne und der zweite Synergidenkern, der hier wie auch bei anderen Pflanzen ausnahmsweise „beweglich“ geblieben ist und sich den Polkernen zugesellt hat. Im untersten Teil dieses Embryosackes ist ein zweiter Embryo. Seine Zellteilungen haben sich nicht völlig nach demselben Schema wie in den Eiembryonen von *Alchemilla* abgespielt. Immerhin stimmt er in der Form, in Größe und Plasma-

[1]) Vgl. S. 307 die Angaben über die Entstehung der gelegentlichen Polyembryonie bei *Elatostema acuminatum*.

reichtum seiner Zellen sowie in der kräftigen Ausbildung der Kerne so sehr mit denselben überein, daß an der Keimnatur dieser Bildung kein Zweifel herrschen kann. Bemerkenswerterweise setzt sich dieser Adventivembryo aus einer größeren Anzahl von Zellen zusammen als der Eiembryo. Seine Entwicklung war auch im Momente der Fixierung, nach dem Teilungsstadium des Kerns in dessen Scheitelzelle zu schließen, noch in vollem Gange. Der Ursprung dieses Embryos ist von Murbeck eingehend untersucht und diskutiert worden. Er ist dabei zum Schlusse gekommen, daß dessen Mutterzelle keineswegs dem sporogenen Gewebe des Nucellus angehört haben könne, sondern vegetativer Natur war, „der Embryo selbst ein Adventivembryo ist, der durch Sprossung aus dem Nucellargewebe, d. h. wesentlich in derselben Weise wie nach Strasburgers Untersuchungen die Adventivembryonen bei *Funkia ovata, Citrus Aurantium* usw. entstanden ist".

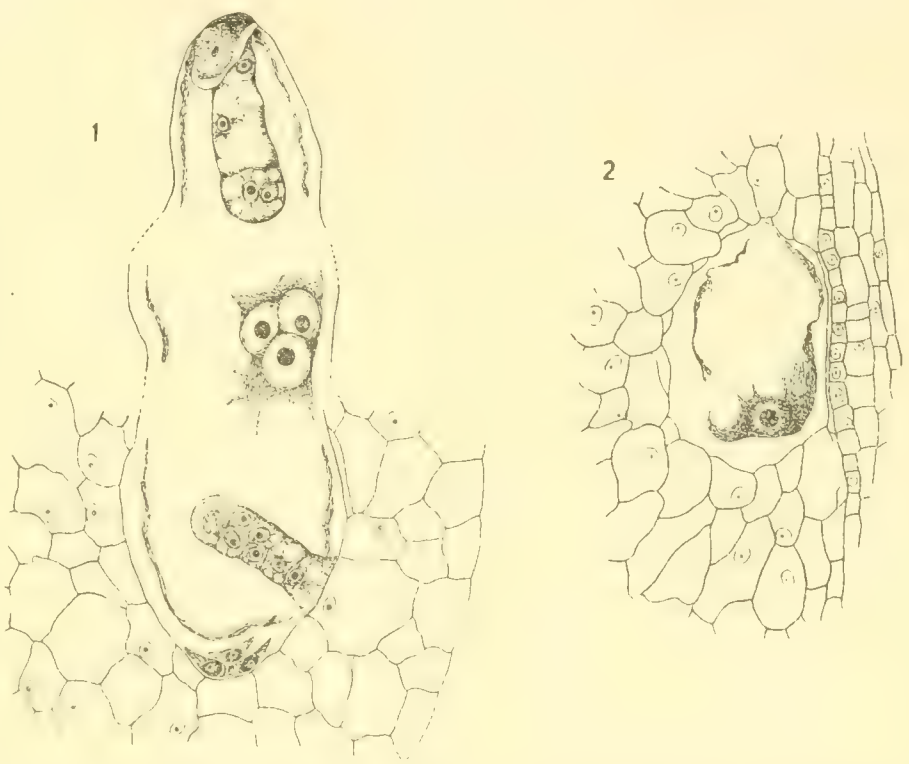



Fig. 129. Nucellarembryonie bei *Alchemilla*. *1* Oberer, mittlerer und unterer Teil desselben Embryosackes von *A. pastoralis Bus.* nebst dem umgebenden Nucellusgewebe. Im Embryosacke eine Synergide, ein vierzelliger Eiembryo, 3 große Polkerne, 3 Antipoden und ein aus einer Nucelluszelle hervorgegangener und in den Embryosackraum hineingewachsener Adventiv-Embryo. *2* Partie eines Längsschnittes durch eine Samenanlage von *A. acutangula Bus.* mit einer großen, an das Integument grenzenden, der Eizelle ähnlichen Nucelluszelle. Nach Murbeck (1902, Fig. 1b und 2b, Original 290/1, bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkl.).

Viel häufiger als bei *Alchemilla* ist die Bildung vereinzelter Adventivembryonen extrasaccalen Ursprunges bei *Allium odorum*, von welchem auf Grund der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen allerdings nicht sicher zu entscheiden ist, ob es normale Befruchtung, oder was mir bedeutend wahrscheinlicher ist, induzierte Apogamie mit den Erscheinungen der Adventivembryonie ver-

einigt. Für Apogamie spricht, wie mir scheint, das gleichzeitige Vorkommen von Ei-, Synergiden- und besonders der Antipoden-Embryonen. In haploidkernigen Embryosäcken würde ihre Entstehung entweder Befruchtung aller embryonenliefernden Zellen, oder neben normaler Amphimixis in der Eizelle induzierte haploide Apogamie für Synergiden und Antipoden, also einen Vorgang voraussetzen, der bei den Angiospermen bis jetzt noch nicht nachgewiesen und wenigstens als spontane Art der Fortpflanzung auch sehr unwahrscheinlich ist. Viel naheliegender erscheint mir, daß die Embryosäcke von *Allium odorum* infolge Ausbleibens der Reduktionsteilung diploidkernig sind, also Apogamie und zwar induzierte Apogamie, etwa ähnlich wie bei *Atamosco mexicana* vorliegt. Eine Entscheidung dieser Frage ist nur durch erneute und in cytologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht gründliche Untersuchungen zu gewinnen, namentlich über die Vorgänge der Tetraden- und Reduktionsteilungen der Embryosack- und Pollenmutterzellen, über die Chromosomenzahlen der beiden Generationen verglichen unter sich und mit den Chromosomenzahlen der nächstverwandten normal sexuellen Arten, über das Verhalten der aus dem Pollenschlauch in den Embryosack entleerten Kerne und den genauen Entwicklungsgang der verschiedenen Formen von Embryonen.

## 2. Nucellarembryonie und Aposporie.

In genetischer Hinsicht scheint mir die Nucellarembryonie der Aposporie bedeutend näher zu stehen als der Apogamie. Aposporie ist zwar bei den Angiospermen, im Gegensatz zu den Pteridophyten, nicht sehr verbreitet. Wie S. 437 ausgeführt worden ist, finden sich die auffallendsten Beispiele derselben innerhalb der Gattung *Hieracium*. Nach den Feststellungen Ostenfelds (1906) und Rosenbergs (1907) sind die Fortpflanzungsverhältnisse der schon vorher von anderen Autoren als apogam erkannten Hieracien wesentlich komplizierter als zuerst anzunehmen war. Einzelne Arten sind sowohl zur Frucht- und Samenbildung bei Befruchtung (Bastardierung), als auch infolge Apogamie bei Kastration befähigt. Die Ausbildung haploidkerniger und diploidkerniger Embryosäcke aus dem Archespor kann sich nun weiter kombinieren mit den Erscheinungen der Aposporie. Sie bestehen nach Rosenberg z. B. bei *Hieracium excellens* und *flagellare* darin, daß der von der Embryosackmutterzelle abstammende Embryosack in der Regel zugrunde geht und eine Zelle des Nucellus oder sogar der Integument-Basis sich apospor, ohne irgendwelche Andeutung einer Tetradenteilung, zu einem neuen Embryosack entwickelt. Sein Wachstum ist in der typischen Weise mit drei

Kernteilungen verbunden. Er zeigt ebenfalls die bekannte bipolare Lagerung zweier Vierergruppen, erzeugt 3 Antipodenzellen, 2 Synergiden und eine Eizelle nebst zwei Polkernen, die miteinander zum sekundären Embryosackkern verschmelzen. Seiner Entstehung entsprechend weist der Embryosack in allen Kernen, also auch im Kerne der sich zum Embryo entwickelnden Eizelle, die unreduzierte Chromosomenzahl auf. Rosenberg hebt besonders hervor (1907, S. 156) „It should be observed, that this somatic cell does not directly develop into an embryo, but first forms an embryosac, i. e. a gametophyt generation, in which the egg cell without fertilization develops into an embryo."

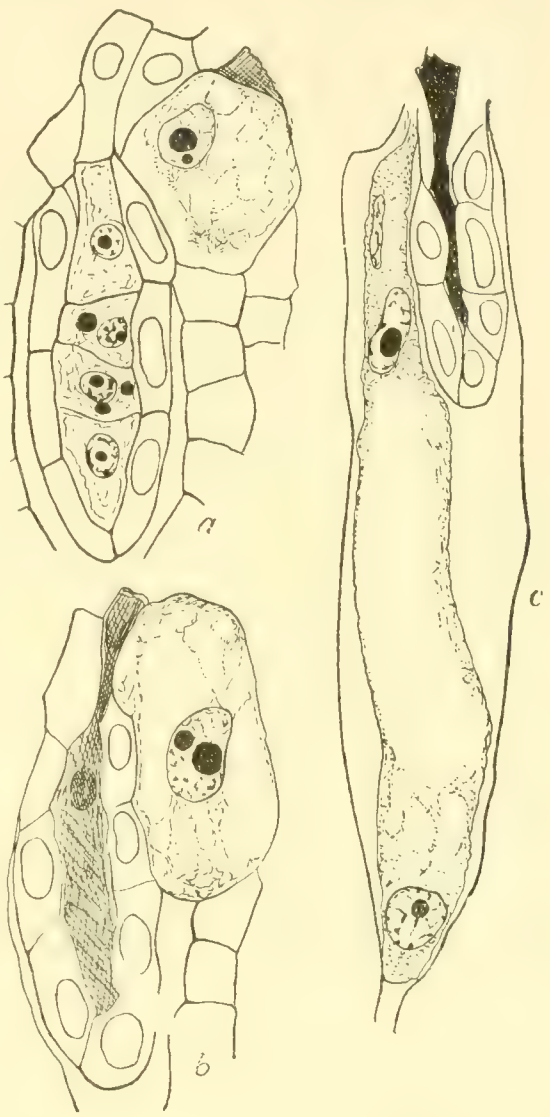



Fig. 130. Apospore Entstehung des Embryosackes von *Hieracium flagellare*. *a* vollständige Makrosporentetrade zu Beginn der Degeneration, *b* und *c* Makrosporentetrade desorganisiert. Der zur Entwicklung kommende diploidkernige Embryosack geht aus einer Integumentzelle in unmittelbarer Nachbarschaft der verdrängten Tetrade hervor. Nach Rosenberg, aus Winkler (1913, S. 272, Fig. 5).

Es wäre nun denkbar, daß in einzelnen Fällen die Ausbildung des apospor entstehenden Embryosackes Reduktionen aufweisen könnte, wie sie für den Embryosack archesporialen Ursprunges in großer Anzahl bekannt sind. Nucellarembryonie wäre dann gewissermaßen ein Endstadium der Aposporie: Statt einen aposporen Embryosack zu erzeugen, wird die zur Entwicklung gebrachte extrasaccale Zelle gerade zur Eizelle oder zur Initiale eines vegetativen Keimes. Zwischenstadien zwischen der für die Hieracien beschriebenen Form der Aposporie (Ausbildung diploidkerniger Embryosäcke mit typischer Zahl und Lagerung der Zellen) und typischer Nucellarembryonie sind allerdings zurzeit erst wenig bekannt. Als solches könnte etwa das Stadium gedeutet werden, das zufälligerweise von Murbeck (1902, S. 3) bei *Alchemilla acutangula Bus.* gefunden worden ist. Im Embryosacke der in Frage kommenden Samenanlage fand sich ein aus der unbe-

fruchteten Eizelle entstandener vierzelliger Embryo, außerdem bereits einige Endospermkerne. Unterhalb der Mitte des Embryosackes zeigte sich eine sehr große Zelle (vgl. Fig. 129, 2) an der Grenze des Integumentes, die einer der äußersten, wahrscheinlich sogar der alleräußersten Schicht des Nucellargewebes angehört. In ihren Dimensionen übertrifft sie eine intrasaccale Eizelle, im übrigen ist ihre Ähnlichkeit mit einer solchen auffallend: „der oberste Teil des Protoplasten wird von einer gewaltigen Vakuole eingenommen, das Plasma hingegen liegt an seinem Boden gesammelt, wo auch der ansehnliche Zellkern seinen Platz hat.“ Ob diese Zelle ihre Entwicklung fortgesetzt hätte, erscheint Murbeck in Berücksichtigung des Umstandes, daß der Embryosack bereits einen mehrzelligen Embryo enthielt, zweifelhaft. Gegebenenfalls aber würde sie sich nach seiner Ansicht „nicht als eine Makrospore (Embryosack) verhalten haben, sondern sie hätte wohl durch Teilungen direkt einen Embryo hervorgebracht, und daß der Embryo sich bis an den Embryosack hervorgearbeitet und sich in diesen hineingewölbt haben würde, scheint ebenfalls, in Anbetracht der von Strasburger bei *Citrus* geschilderten Verhältnisse, mehr als wahrscheinlich“. Ähnliche Verhältnisse werden eingehendere Untersuchungen wahrscheinlich auch noch bei *Allium odorum* feststellen können. Dafür spricht die Angabe Hegelmaiers, daß bei dieser Pflanze die adventiven Embryonen extrasaccalen Ursprunges oft ziemlich weit entfernt vom Embryosacke im Gewebe des inneren Integumentes angelegt werden und erst später, offenbar unter Verdrängung und vielleicht Auflösung der diese Anlagen vom Embryosacke trennenden Zellschichten, in den Embryosack hineinwachsen, wo ihre weitere Ausbildung ähnlich den Embryonen intrasaccalen Ursprunges von statten geht.

### 3. Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und Parthenokarpie.

Die Nucellarembryonie ist wie die Apogamie meistens mit Parthenokarpie verknüpft. Sowohl bei autonomer Apogamie wie bei autonomer Nucellarembryonie entwickeln sich nicht nur die Embryonen und Samen ohne Bestäubung, sondern auch die Früchte.

Auf die Beziehungen zwischen Parthenokarpie und Apogamie hat schon Noll (1902, S. 160) hingewiesen und bemerkt, daß in Fällen autonomer Parthenogenesis (d. i. nach unserer Auffassung also autonomer ovogener Apogamie) auch Parthenokarpie vorliege, „die entweder von der Embryo- bzw. der Samenentwicklung stimuliert wird (embryogene Parthenokarpie), oder aber auch selbständig neben dieser einhergehen könnte, und dann einzureihen wäre in die Erscheinungen der autonomen, sterilen Parthenokarpie“. Die Frage, ob bei „somatisch parthenogenetischen“ Pflanzen sich

die Parthenogenesis (ovogene Apogamie) mit embryogener oder mit vegetativer (autonomer) Parthenokarpie kombiniert, ob also die Frucht sich infolge korrelativer Wechselbeziehungen zu den Samen oder von diesen unabhängig ausbildet, ist nach Winkler zugunsten der embryogenen Parthenokarpie zu beantworten, wenn neben den samenhaltigen Früchten niemals normalgestaltete, aber samenfreie Früchte vorkommen. Bildet dagegen eine apogame Pflanze neben samenhaltigen auch taube Früchte aus, so wird man annehmen dürfen, daß auch die samenführenden Früchte sich autonom parthenokarp entwickelt haben.

Offenbar ganz ähnliche Beziehungen wie zwischen Apogamie und Parthenokarpie existieren nun auch zwischen Nucellarembryonie und Parthenokarpie im Verhältnis von Embryo- und Samenbildung einerseits, der Fruchtbildung anderseits. Auch bei den Nucellarembryonaten kommen autonome und induzierte Embryo- und Samenbildung, embryogene und autonome Parthenokarpie vor.

Wie bei vielen parthenokarpen Pflanzen ohne keimfähige Samen gehen z. B. auch bei *Caelebogyne* nach den Mitteilungen Hansteins von den vielen Blüten, welche ein blühbarer Stock erzeugt, zahlreiche zugrunde. Die Blühdauer der fruchtbildenden Blüten und ebenso die Dauer der Entwicklung ihrer Früchte sind sehr verschieden. In 17 Früchten, die von ihm und A. Braun während der ganzen Entwicklung kontrolliert worden waren, fand Hanstein (1877, S. 25) insgesamt 19 Samen und zwar fanden sich „deren fünf einzeln in je einem Fach von fünf Früchten, ein sechster und ein Zwillingspaar in zwei Fächern einer sechsten Frucht beieinander, eine Drillingsgruppe in einem Fach einer siebenten und zweimal Vierlinge in je einem Fache einer achten und neunten Frucht". Alle anderen Samen jener Früchte waren steril. Angefangen bei hohlen, verschrumpften Samen mit nicht mehr erkennbarem Kerngewebe, waren alle Zwischenformen vorhanden bis zu solchen mit vollendet entwickeltem Endosperm von normaler Gestalt, bald ohne Keime, bald endlich mit einem, zwei, selbst vier Keimen. Es liegt also bei *Caelebogyne ilicifolia*, da sich ihre Fruchtbildung sowohl mit der Produktion tauber als auch Adventivembryonen führender Samen kombinieren kann, autonome Parthenokarpie vor. Würde *C. ilicifolia* ausschließlich Früchte mit keimlosen Samen ausbilden, so wäre sie nach Tischler derjenigen Gruppe der Parthenokarpen einzuordnen, deren Samenanlagen zur Zeit der Anthese einen normalen Embryosack enthalten und während der Fruchtbildung zu progressiven Veränderungen im Gametophyten, vor allem also zu „parthenogenetischer" Endospermbildung befähigt sind.

Durch die Bildung von Adventivembryonen aus Nucelluszellen in einem Teil der Samenanlagen wird aber mit der progressiven Veränderung im Gametophyten auch eine solche im Sporophyten verknüpft, die den tauben und nicht zur Fortpflanzung befähigten Samen zu einem keimfähigen Samen umgestaltet.

Tischler hat (1912b) alle Fälle von Parthenokarpie, die mit irgendeiner Form der Embryoentwicklung verknüpft sind, also alle Pflanzen mit Apogamie und Nucellarembryonie aus seiner sonst so gründlichen Studie ausgeschlossen. Das ist um so auffallender, als er selber Beispiele von parthenokarpen Pflanzen mit progressiven Veränderungen im Sporophyten anführt, die zeigen, daß zwischen einzelnen der von ihm unterschiedenen Stufen der Parthenokarpie und ihrer Kombination mit Nucellarembryonie kein prinzipieller Unterschied vorhanden sein kann.

Belege dafür liefern vor allem die Ergebnisse seiner Untersuchungen an verschiedenen Ananas-Varietäten. In ihren reifen Früchten waren nur sehr selten entwickelte Samen vorhanden. Von diesen wiederum blieb höchst unsicher, ob sie einen Embryo führen und keimfähig sind. Bei zwei dieser typisch parthenokarpen Varietäten nun fand Tischler in den Samenanlagen „allerlei interessante Übergänge von Zellkomplexen, welche jungen Embryonen glichen, zu Haaren und selbst Thyllen“. Sie zeigen, wie er sagt, „daß bei ausbleibender Befruchtung nicht nur Entwicklungsvorgänge ungestört ablaufen können, die man sich für gewöhnlich eben mit dieser eng verbunden denkt, sondern auch Neubildungen sich einfinden, für deren Gestaltung bei Vorhandensein eines Embryo keine Verwirklichungsmöglichkeit gegeben ist“. Besonders schön waren diese Neubildungen bei den Sorten *Ananassa sativa* var. „Charlotte de Rothschild“ und „Bracomorensis“, in deren Embryosäcken sie sich besonders bei fehlendem Endosperm mächtig entwickelten. Da diese Neubildungen im Embryosacke anerkannt parthenokarper Kulturpflanzen meiner Ansicht nach für das Verständnis der Nucellarembryonie von fundamentaler Bedeutung sind, muß an dieser Stelle eingehender auf dieselben eingetreten werden.

Auf jüngeren Entwicklungsstadien der Früchte fand Tischler in den Embryosäcken der Samenanlagen vielfach „eine Anzahl von Zellhöckern, die Nucellarembryonen in den ersten Stadien glichen, gerade an der Stelle, an der man die Eizelle und die Synergiden erwarten durfte“. Die Gefahr, diese Bildungen mit Zellen des Eiapparates zu verwechseln war groß, „immerhin aber belehrten mich die aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie, daß dann entweder mehr als drei solcher Gebilde vorhanden waren, oder aber, daß sich weiterhin noch an ganz anderen Stellen des Embryosackes genau die

gleichen Sprossungen zeigten. Einige Male vermochte ich selbst daneben die Spuren der degenerierten Eizelle zu sehen."

In späteren Stadien beginnen einzelne dieser plasmareichen Nucellarauswüchse sich fadenförmig zu verlängern (vgl. Fig. 131), während gleichzeitig ihre Endzelle eigentümlich anschwillt und mehrkernig wird. Mit diesem „Kernüberschuß" steht eine charakteristische Plasmaarmut dieser Zelle in merkwürdigem Kontrast. Endstadien der thyllenähnlichen Nucellarsprossungen sind in der ebenfalls Tischlers Abhandlung entnommenen Figur 132 dargestellt.

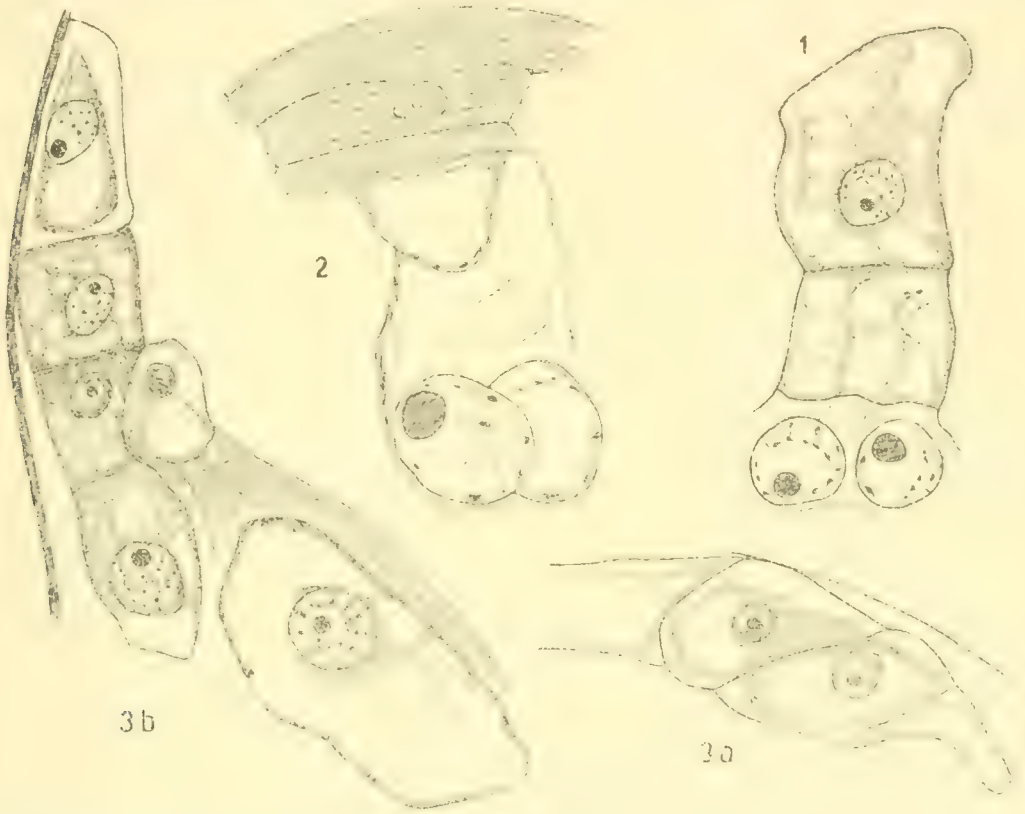



Fig. 131. Nucellarsprossungen im Embryosacke von *Ananassa sativa var. Bracomorensis*. *1* und *2* haarähnliche Auswüchse mit angeschwollener, plasmaarmer, aber zweikerniger Endzelle, in *2* die Anfangszellen des Fadens kollabiert; *3a* und *b* einfache und verzweigte haarähnliche Nucellarsprossungen aus demselben Embryosacke. Nach Tischler (1912, Taf. II, Fig. 23, 26, 28a und k. Vergr. 1200/1).

In seiner Besprechung dieser eigentümlichen Neubildungen im Embryosack der parthenokarpen Ananassorten geht Tischler vor allem auf den Vergleich mit morphologisch ähnlichen Bildungen wie Thyllen und Idioblasten ein und führt aus der Literatur eine lange Reihe von Pflanzen an, in deren Samenanlagen sich bei ausbleibender Bestäubung ebenfalls Teile des Sporophyten ganz oder fast normal zu entwickeln vermögen. Es handelt sich dabei zum großen Teil um die Verhältnisse bei parthenokarpen Kulturpflanzen, wie *Carica, Pirus, Vitis-* und *Diospyros*-Arten und -Formen. Für alle diese Pflanzen ist aber, wie im letzten

Kapitel auseinandergesetzt worden ist, hybrider Ursprung zwar nicht immer nachgewiesen, aber in den meisten Fällen wohl sehr wahrscheinlich. Tischler zitiert ferner die älteren Angaben Gärtners über Fälle „täuschender Befruchtung“ (Fructificatio erronea) bei zahlreichen Bastarden, deren Früchte meist scheinbar normal ausgebildet würden und neben vielen staubartig vertrockneten Eichen und tauben Samen auch vollkommene Samen mit „einem medullosen Kern, welcher aber keinen Embryo einschließt“, enthielten. Für die Erklärung gerade dieser letzten Beispiele möchte Tischler die Möglichkeit offen lassen, „daß eine Befruchtung doch erfolgt, der junge Embryo nur bald abgestorben und die Endospermbildung früh sistiert war“. Kommen solche parthenokarpe Bastarde mit scheinbar „vollkommenen Samen mit einem medullosen Kern“ wirklich vor, so sind die Verhältnisse bei den beschriebenen Ananasvarietäten sowie bei den Pflanzen mit Nucellarembryonie nur noch graduell von denselben verschieden.

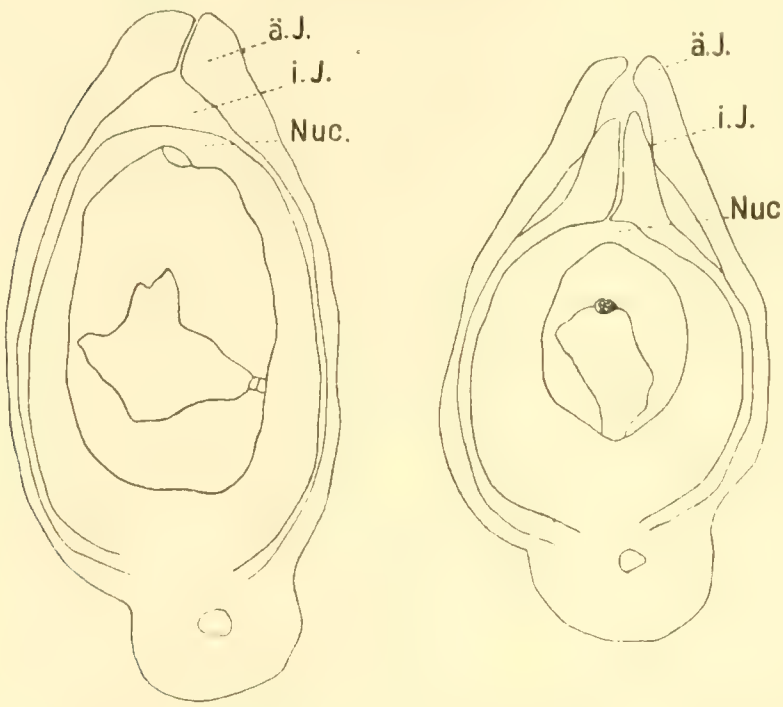



Fig. 132. Thyllenähnliche Nucellarwucherungen im Embryosacke von *Ananassa sativa var. Bracomorensis*. *äJ* = äußeres Integument, *iJ* = inneres Integument, *Nuc.* = Nucellus. Nach Tischler (1912, Fig. 7a und b, S. 37. Vergr. 100/1).

Die progressiven Neubildungen im Embryosacke der Ananasarten schließen an andere progressive Entwicklungsvorgänge der dem Sporophyten angehörenden Teile der Samenanlage an. An das Verhalten von Hybriden erinnert auch die gelegentliche Wucherung des Nucellusgewebes. Nach den Untersuchungen Tischlers ist bei gewissen Bastarden die Obliteration des Embryosackes von einer allmählichen Ausfüllung der entstehenden Höhlung durch wucherndes Nucellusgewebe begleitet. Ganz Ähnliches ist auch bei nucellarembryonaten Pflanzen festgestellt worden. In seiner Beschreibung der Fortpflanzungsverhältnisse von *Mangifera indica* schreibt nämlich Strasburger (1878b, S. 658): „Das an den Embryosack grenzende Nucellargewebe hat hier, abgesehen von

der adventiven Keimbildung, die Neigung gegen den Embryosack vorzudringen und denselben mehr oder weniger zu verdrängen, ja manchmal bis auf den von den Adventivanlagen eingenommenen Raum. Natürlich muß solches Nucellargewebe dann selbst wieder den wachsenden Adventivkeimen weichen.“ Auch bei *Nothoscordon fragrans* wuchert nach Bally (1916, S. 169) das Nucellusgewebe — und zwar in zwei verschiedenen Weisen — in den Embryosackhohlraum hinein. Entweder wölbt sich schon in den jugendlichen Samenanlagen das am Chalazaende gelegene nucellare Gewebe hervor und umgibt später die Embryonen mit langgestreckten, inhaltsarmen Zellen, oder es entwickeln sich in älteren Samenanlagen seitliche Vorsprünge gleichen Ursprunges in den schon ziemlich großen Embryosackhohlraum hinein.

Mit Beginn autonomer wie stimulativer Fruchtentwicklung setzt ohne weiteres auch eine erhöhte Nahrungszufuhr zu den im Inneren des Fruchtknotens befindlichen Samenanlagen ein. Das ermöglicht die weitere Ausbildung der Integumente und wirkt als entwicklungserregender Reiz auch auf die übrigen entwicklungsfähigen Teile, also die Endospermanlage und die Nucellusteile, ein. Bei *Ananassa sativa* werden einzelne dieser Zellen, zum Teil in ähnlicher Stellung wie die Initialen in den häufigsten Fällen der Nucellarembryonie, zu haar- und thyllenähnlichen Bildungen neben Ansätzen zu echten Nucellarembryonen in den gleichen Samenanlagen. Eine solche progressive Entwicklung ist für die weitere Fortpflanzung der betreffenden Pflanzenform ebenso völlig nutzlos wie die bloße Wucherung des Nucellusgewebes in obliterierten Embryosäcken von sterilen Bastarden. Daß nun in anderen Fällen an Stelle nutzloser Nucelluswucherungen fortpflanzungsfähige Keime entstehen, ist leicht verständlich. Den Neubildungen, welche in den Embryosack, d. h. einen spezifischen Bildungsort für embryonales Gewebe hineinwachsen, kommt dort auch die spezifische Ernährung von Embryonen zugute und befähigt sie, sich ebenfalls zu Embryonen auszubilden. Bei der Entstehung der Adventivembryonen aus Nucellus- oder Integumentzellen handelt es sich also, um den gleichen Gedanken mit Pfeffers (I. 1897, S. 29) Worten in physiologisch einwandfreier Form auszudrücken, bloß um eine Art Knospung, wobei die spezifischen Bedingungen des Embryosackes, welche die Form des sexuell erzeugten Embryos veranlassen, auch dieselbe Art der Ausbildung der adventiven Embryonen bewirken.

So kommen wir also zum Schlusse, daß die Angiospermen mit Nucellarembryonie im Verhalten ihrer Eiembryonen Anklänge an gewisse Artbastarde mit tauben oder keimungsunfähigen Samen zeigen, daß sie in verschiedener Weise mit autonomer oder stimu-

lativer Parthenokarpie auch autonome oder stimulative Samen- und Keimbildung verbinden und daß Entstehung von Adventivembryonen aus Nucelluszellen in Samenanlagen von Artbastarden sehr wohl möglich ist. Einer Ausdehnung der Bastardhypothese auf die Pflanzen mit Nucellarembryonie steht also, trotz der zurzeit noch völlig ungenügenden Erforschung von Entwicklungsgeschichte und Cytologie derselben, nichts im Wege.

### III. Zusammenfassung und Thesen.

Polyembryonie ist sowohl bei amphimiktischen wie bei apomiktischen Angiospermen nachgewiesen. Im Verhältnis zu der relativ noch kleinen Anzahl als apogam bekannter Pflanzen ist die Anzahl ihrer gleichzeitig polyembryonischen Vertreter ziemlich groß. Das legt die Frage nahe, ob nicht diejenige Form habitueller Polyembryonie, welche in der Regel mit dem Verlust sexuell erzeugter und entwicklungsfähiger Eiembryonen verknüpft ist, nämlich die Nucellarembryonie, mit den bereits besprochenen apomiktischen Fortpflanzungserscheinungen, der Apogamie, Aposporie, Pseudogamie und der Parthenokarpie, in genetischem Zusammenhange stehe und auf dieselben Ursachen zurückzuführen sei.

Die eingehende Prüfung der Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und den anderen Formen der apomiktischen Fortpflanzung führt zu folgenden Feststellungen und Überlegungen:

1. Die Entstehung der Adventivkeime aus Zellen des Nucellus oder des Integumentes erfolgt in den bis jetzt eingehender untersuchten Fällen der Nucellarembryonie in verschiedener Abhängigkeit von den Vorgängen der Bestäubung, der Befruchtung und der Entwicklung eines Eiembryos.

Bei *Citrus Aurantium* sind zur Frucht-, Samen- und Embryobildung sicher, für *Funkia ovata, Opuntia vulgaris* und *Euphorbia dulcis* sehr wahrscheinlich vom Pollen ausgehende Reize notwendig, sie erfolgen nicht autonom, sondern induziert oder stimulativ.

Bei *Nothoscordon fragrans* ist partiell stimulative Frucht- und Samenbildung mit autonomer Bildung von Nucellarembryonen kombiniert, und *Caelebogyne ilicifolia* ist zu autonomer Frucht- und Samenbildung mit oder ohne Verbindung mit autonomer Embryobildung, also zur Bildung von tauben wie von keimhaltigen Samen befähigt.

2. Eindeutige Beziehungen zwischen Entstehungsort der Adventivembryonen und den Vorgängen der Befruchtung und ovogener Embryobildung sind zurzeit noch nicht sicher nachgewiesen. Immerhin ist wahrscheinlich, daß stimulative Nucellarembryonie die Entwicklung von Adventivembryonen in der Umgebung des

Eiapparates, dem Orte der unmittelbarsten Reizwirkung, begünstigt. Geringere Abhängigkeit von den Entwicklung auslösenden Reizen läßt Embryonen auch in größeren Abständen vom Eiapparat auftreten und bei autonomer Nucellarembryonie ist Befähigung zur Embryobildung aus irgendwelchen Nucelluszellen an der Oberfläche des Embryosackes zu erwarten.

3. In unmittelbarer Umgebung des Eiapparates wird die Entstehung von Adventivembryonen durch unregelmäßige Gewebewucherungen und Bildung von Proembryoträgern eingeleitet, an deren Oberfläche erst die eigentlichen Embryonen entstehen. Isoliert verschiedenen Stellen der Embryosackoberfläche entsprossende Adventivembryonen dagegen stimmen schon nach wenigen Teilungen im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung mit typischen Eiembryonen in der Hauptsache überein. Im einen wie im anderen Falle sind die Adventivembryonen von Eiembryonen in der Regel nur noch durch die abweichende Stellung im Inneren der Samen zu unterscheiden.

4. Für die Nucellarembryonie ist bis jetzt, wie für andere Formen des Ersatzes geschlechtlicher durch ungeschlechtliche Fortpflanzung, allmähliche Entstehung im Verlaufe einer Schwächung der Sexualität angenommen worden. Weil zu den Nucellarembryonaten, ähnlich wie zu den parthenokarpen Pflanzen auch eine Anzahl Kulturpflanzen gehören, wurden als Ursache der ungewöhnlichen Fortpflanzungsart wiederum Einflüsse des Standortes und der Lebensweise vermutet.

Die Verschiedenartigkeit des Auftretens, in einzelnen Verwandtschaftskreisen als allgemein habituelle Fortpflanzungsart, in anderen auf einen oder wenige Vertreter beschränkt, macht die Ansicht unabweisbar, daß für alle Fälle der Nucellarembryonie zwar eine gemeinschaftliche Ursache vorhanden sein muß, diese aber kaum in den sehr verschiedenartigen äußeren Bedingungen der Herkunfts- und jetzigen Standorte zu suchen sein wird.

Eine Ausdehnung der Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung apogamer Pflanzen auf die Nucellarembryonie macht einen Vergleich der nucellarembryonaten Pflanzen mit Bastarden und den anderen apomiktischen Fortpflanzungsvorgängen notwendig, welche wir als Folgen der Hybridation aufgefaßt haben.

5. Für die Bastardnatur der nucellarembryonaten Pflanzen sprechen:

a) der Umstand, daß eine ganze Anzahl derselben als alte Kulturpflanzen schon durch ihre Rassen- und Sortenvielheit auf hybriden Ursprung hindeuten und andere Pflanzen mit Polyembryonie in Verwandtschaftskreisen vorkommen, in denen Bastarde häufig oder doch wenigstens nicht selten sind,

b) der Umstand, daß bei den meisten nucellarembryonaten Pflanzen, ganz gleich wie bei sterilen oder semisterilen Hybriden, die Bildung des Eiembryos auf verschiedenen Stadien der Entwicklung sistiert wird und keine oder nur selten entwicklungsfähige Keime aus Eizellen gebildet werden.

6. Cytologische Daten zur eingehenderen Vergleichung der nucellarembryonaten Pflanzen mit Hybriden fehlen noch vollkommen. Bei keiner einzigen derselben sind wir über die Vorgänge der Pollenentwicklung, die Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle und über die erste Entwicklung des Embryosackes genau orientiert. Der Verlauf der Reduktionsteilung ist unbekannt, und noch nicht festgestellt, ob wirklich die Kerne der Pollenkörner und namentlich diejenigen der Embryosäcke mit haploider Chromosomenzahl ausgerüstet sind. Auch über das Verhältnis der Chromosomenzahl der wichtigsten nucellarembryonaten Pflanzen zu derjenigen der nächstverwandten normal sexuellen und der Bastarde ihres Verwandtschaftskreises liegen noch keine Angaben vor, aus welchen sich Anhaltspunkte für ihren Ursprung ergeben würden.

7. Eine ganze Anzahl von Momenten sprechen für die Existenz von Beziehungen zwischen Nucellarembryonie und den verschiedenen Formen der Apomixis, im besonderen der ovogenen Apogamie und Aposporie und den Erscheinungen der Parthenokarpie, und ebenso dafür, daß die hypothetische Ursache all dieser Erscheinungen, die Hybridation, auch als Ursache der Nucellarembryonie in Anspruch genommen werden darf.

8. Für die Erhaltung und Fortpflanzung einer angiospermen Pflanze sind Apogamie und Nucellarembryonie im Effekt gleichwertig. In beiden Fällen unterbleibt vor der Bildung neuer Keime jede quantitative und qualitative Reduktion. Die Übereinstimmung im Effekt macht es auch begreiflich, daß Bildung von Nucellarembryonen (wie übrigens auch von Polyembryonie intrasaccalen Ursprunges) bei den ovoapogamen Angiospermen trotz aller anderen Unregelmäßigkeiten, welche deren Fortpflanzungsprozesse sonst auszeichnen, verhältnismäßig selten bleibt und sich Bildung extrasaccaler Adventivembryonen und ovogene Apogamie offenbar, zum Teil schon aus ernährungsphysiologischen Gründen, von selbst ausschließen.

9. Bei *Allium odorum* liegt wahrscheinlich nicht normale Befruchtung von Ei-, Synergiden- und Antipodenzellen haploidkerniger Embryosäcke, sondern induzierte Apogamie diploidkerniger Embryosäcke, in Verbindung mit den Erscheinungen der Adventivembryonie, vor.

10. Nucellarembryonie ist eine Form der Aposporie. Bei den aposporen Hieracien geht der Embryo aus der Eizelle eines diploidkernigen, apospor entstandenen Embryosackes hervor. Es ist denk-

bar, daß in anderen Fällen der Aposporie die Ausbildung des Embryosackes ähnliche Reduktionen erfährt, wie sie auch für den Embryosack archesporialen Ursprunges in großer Zahl bekannt sind. Nucellarembryonie erscheint als ein Endstadium der Aposporie: Statt einen aposporen Embryosack zu erzeugen, wird die zur Entwicklung gebrachte extrasaccale Zelle gerade zur Eizelle oder zur Initialzelle eines vegetativen Keimes.

11. Zwischen Nucellarembryonie und Parthenokarpie herrschen in bezug auf Embryo-, Samen- und Fruchtbildung dieselben Übereinstimmungen wie zwischen Apogamie und Parthenokarpie: auch bei den Nucellarembryonaten kommen autonome und induzierte Embryo- und Samenbildung in Kombination mit embryogener und autonomer Parthenokarpie vor.

12. Zwischen den von Tischler unterschiedenen Stufen der Parthenokarpie mit verschieden weit gehenden progressiven Änderungen im Sporophyten und der Kombination von Nucellarembryonie mit Parthenokarpie ist kein prinzipieller Unterschied vorhanden. Im besonderen sind die im Embryosacke parthenokarper Ananas-Varietäten festgestellten Neubildungen als eine der Nucellarembryonie nahestehende Erscheinung aufzufassen.

13. Obliteration von Embryosäcken und Ausfüllung der entstehenden Höhlung durch wucherndes Nucellusgewebe sind bei sterilen Bastarden, bei mehreren parthenokarpen Pflanzen und ebenso bei zwei Pflanzen mit Nucellarembryonie festgestellt worden.

14. Daß in einer größeren Anzahl von Fällen an Stelle nutzloser Wucherungen aus den in den Embryosackraum vorwachsenden Nucelluszellen fortpflanzungsfähige Keime entstehen, beruht wohl darauf, daß sie im Embryosacke spezifische Wachstums- und Ernährungsbedingungen vorfinden, welche sie zu einer Ausbildung veranlassen, die derjenigen des sexuell erzeugten Embryos ähnlich ist.

15. Das Vorkommen steriler Bastarde mit progressiven Änderungen in Gametophyt und Sporophyt der Samenanlagen parthenokarp entstehender Früchte und das Vorkommen von progressiven Neubildungen im Embryosacke der hybriden Ursprunges verdächtigen Kulturrassen von *Ananassa sativa* weisen darauf hin, daß auch die Entstehung von adventiven Keimen aus Nucelluszellen in Samenanlagen von Artbastarden sehr wohl möglich und die Bastardhypothese auch auf den Ursprung von Pflanzen mit Nucellarembryonie auszudehnen ist.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE MASS.

Dreizehntes Kapitel.

## Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation.

Bei den künstlich und rein vegetativ vermehrten parthenokarpen und anderen samenlosen Kulturpflanzen stehen der direkten experimentellen Neuerzeugung wegen der Schwierigkeit, geeignete Ausgangsformen mit geschlechtlicher Fortpflanzung ausfindig zu machen, besonders große Hindernisse entgegen. Für eine Anzahl wild wachsender Angiospermen dürften diese Schwierigkeiten etwas kleiner und zugleich die Anhaltspunkte zur Auswahl der für Kreuzung zu verwendenden Arten etwas größer sein.

Wie wir gesehen haben, sind bei Artbastarden alle nur wünschbaren Übergänge von normaler Fertilität zu völliger Sterilität vorhanden. Ebenso existieren solche Formenreihen von Apogamie zu normaler, geschlechtlicher Fortpflanzung einerseits, zur Sterilität andererseits. Es steht außer Frage, daß in der Natur ziemlich häufig völlig sterile Bastarde erzeugt werden, die weder durch Befruchtung noch apogam oder parthenokarp zur Frucht- oder Samenbildung befähigt sind. Sie kommen nur in der $F_1$-Generation vor und verschwinden ohne Nachkommen nach einer Lebensdauer, die mit derjenigen ihrer Eltern wohl übereinstimmt, sofern sie nicht vorher eine Verjüngung erfahren. In der Kultur werden eine ganze Anzahl solcher Bastarde künstlich durch Stecklinge erhalten und vermehrt. Auch in der Natur dürfte eine Erhaltung solcher Formen möglich sein. Bastarde zwischen Arten, die außer zur Samenbildung auch zu vegetativer Vermehrung befähigt sind, werden wahrscheinlich von einem oder beiden Eltern das Vermögen zur vegetativen Vermehrung erwerben. Die häufig festgestellte, im Vergleich zu ihren Eltern ganz allgemein kräftigere Entwicklung gewisser (luxurierender) Bastarde könnte sich zudem in einer stärkeren Ausbildung der ererbten vegetativen Vermehrungsorgane äußern. Solche Bastarde würden sich also durch ihre vegetative Vermehrung nicht nur lange an ihrem Entstehungsort halten, sondern sich von demselben aus auch ausbreiten und je nach dem Grade ihrer Ähnlichkeit mit den Eltern dann als sterile Standortsformen, Varietäten oder Unterarten derselben erscheinen.

Vegetative Fortpflanzung ist bekanntlich in den verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreiches stark verbreitet. Ihre Rolle im Gesamtentwicklungsgang der Organismen ist sehr verschieden.

Nicht nur bei der Mehrzahl der Embryophyten, sondern auch bei zahlreichen Algen und Pilzen ist mit dem Wechsel von Generationen oder Phasen auch ein solcher zwischen zwei sehr verschiedenen Fortpflanzungsakten verbunden. Die Geschlechtsgeneration, der Gametophyt, pflanzt sich geschlechtlich, d. h. durch eine Reihe von Vorgängen fort, welche mit der Bildung männlicher und weiblicher Gameten beginnt und mit der Befruchtung, der Vereinigung zweier Gameten, endigt. Die typische Fortpflanzungsform der aus einer befruchteten Eizelle hervorgehenden ungeschlechtlichen Generation, des Sporophyten, ist die Bildung von Sporen durch Tetradenteilung von Sporenmutterzellen. Außer Befruchtung und Tetradenteilung sind im Entwicklungszyklus der meisten Pflanzen noch andere Fortpflanzungsvorgänge möglich[1]). Zur Beurteilung ihrer Bedeutung ist die Feststellung wichtig, welche Generation oder Phase sich fortpflanzt und welche Generation oder Phase aus den erzeugten Keimen hervorgeht. Am häufigsten sind solche Vermehrungsvorgänge, durch welche Individuen einer Generation wiederum ihresgleichen, seltener Individuen der anderen Generation erzeugen. Alle diese Nebenformen der Fortpflanzung nun, in denen eine bestimmte Generation Abkömmlinge erzeugt, die ihr selbst ähnlich sind, können wir, Juel folgend, als Propagation bezeichnen. Sie erfolgt bei niederen Pflanzen durch Conidienbildung, Erzeugung von Schwärmsporen, Endosporen, Akineten. Besonders häufig sind die Vorgänge der Sproßablösung, in einfachster Form durch Freiwerden ausgewachsener Sprosse infolge Fragmentation des Thallus, in höchster Form in der Bildung von metamorphosierten Brutknospen bestehend. Bei den Angiospermen dienen denselben Zwecken Zwiebeln, Brutkörper, Rhizome, Knollen, Ausläufer usw. Bei den Thallophyten, Moosen und Pteridophyten ist Propagation von Gametophyten und Propagation von Sporophyten möglich. Bei den normal sexuellen Gymnospermen und Angiospermen ist sie auf den Sporophyten beschränkt.

Bei vielen Pflanzen fügt sich die Propagation in den antithetischen Generationswechsel ein, bei anderen dagegen ist sie die einzige Fortpflanzungsform und die sich propagierende

[1]) Stellung und Bedeutung der verschiedenen Fortpflanzungsarten im Generations- und Phasenwechsel der Pflanzen sind in neuester Zeit von Buder (1916) und Renner (1916) kritisch besprochen worden. Ihre Arbeiten sind mir erst nach Abschluß dieser Studie zugekommen. Um ihren Umfang nicht noch weiter zu vermehren, habe ich davon abgesehen, in diesem wie in anderen Abschnitten mich mit den Ausführungen der beiden Autoren, denen ich in vielem beipflichte, auseinander zu setzen.

Generation die einzig existierende. Eine andere wird nicht mehr entwickelt oder ist wenigstens nicht mehr funktionsfähig. Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation sind in allen Abteilungen des Pflanzenreiches häufig.

Unter Apomixis hatte Winkler (1908) den Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen ungeschlechtlichen Vermehrungsprozeß verstanden, worunter er auch die eben genannten Formen vegetativer Propagation einbezog. Hartmann (1909) hat vom Standpunkt des Zoologen aus eine Einengung des Begriffes vorgeschlagen und Apomixis definiert als „den vollen Verlust der Befruchtung und die Fortpflanzung eines Geschlechtsindividuums (Gamont, Gametophyt) durch Zellen ohne Zell- und Kernverschmelzung". Den Einbezug der vegetativen Propagation lehnt er ab, weil diese nichts mit einer echten Keimzellverschmelzung zu tun habe, während es sich bei apomiktischer Fortpflanzung um eine ursprünglich geschlechtliche Fortpflanzung handle.

Die Hypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen ist sehr wohl mit dem weiteren Begriff der Apomixis im Sinne Winklers vereinbar. Nicht nur der Verlust der Befruchtungsfähigkeit und der Fortpflanzung des Geschlechtsindividuums durch Einzelzellen, sondern auch der völlige Verlust der durch den Wechsel von Befruchtung und Tetradenteilung charakterisierten Fortpflanzung, bei höheren Pflanzen also das Fehlen jeder Form der Samenbildung, sind als Folge derselben Ursache sehr wohl denkbar.

Im folgenden soll also geprüft werden, was für die Ausdehnung unserer Hypothese auf die unter den Winklerschen Begriff der Apomixis gerechneten Fälle ausschließlich vegetativer Propagation spricht, ob für einzelne der sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzenden Gewächse hybrider Ursprung noch nachweisbar ist und ob sich ähnliche Formen auch jetzt noch durch Artkreuzung erzeugen ließen. Auch hier würde eine Sichtung und Besprechung des ganzen vorliegenden Tatsachenmateriales viel zu weit führen. Nur andeutungsweise seien einige wenige Gruppen von Pflanzen mit rein vegetativer Propagation genannt, welche auf die Möglichkeit hybriden Ursprunges ihrer Formen zu untersuchen sind.

### A. Die Möglichkeit des hybriden Ursprunges steriler, Bulbillen tragender Angiospermen.

Eine erste Gruppe von Pflanzen, welche auf hybriden Ursprung zu untersuchen sein werden, sind die zahlreichen Angiospermen mit gänzlich fehlender, spärlicher und seltener Frucht- und Samenbildung, welche sich aber reichlich durch vegetative Organe, Bul-

billen, Zwiebelchen, Knöllchen usw. vermehren. Eine ganze Anzahl solcher Pflanzen sind schon vielfach beschrieben worden. Als häufigste Form des sog. Lebendiggebärens führt A. Braun (1859, S. 177) das Auftreten von vegetativen Knospen, abfallenden Bulbillen oder auch wurzelschlagender Laubsprosse an, welche an Stelle oder in der Nähe der Blütenanlagen entstehen, durch ihre Entwicklung die Blütenbildung zuweilen ganz verdrängen, in anderen Fällen deren Fruchtbarkeit beeinträchtigen oder ganz verhindern, so daß die Fortpflanzung durch diese Brutknospen allein geschieht. Nach dem Bildungsort der zwiebelartigen Brutknospen (Bulbillen) stellt er die bekannteren Fälle in folgende Kategorien zusammen:

a) Bulbillen, die Stelle der Blüten selbst vertretend, mit Blüten untermischt und dieselben zuweilen ganz verdrängend:

*Polygonum viviparum L.* und *bulbiferum Royle.*
*Allium vineale* (Bulbillenbildung oft bis zur gänzlichen Verdrängung der Blüten).
*Gagea Liotardi* und seltener auch
*G. arvensis.*

b) Bulbillen, den Blüten vorausgehend oder zum Teil auch noch als akzessorische Knospenbildung in denselben Blattachseln mit den Blüten:

*Lilium bulbiferum L., L. tigrinum Gawl., L. lancifolium Thunb.*
*Gagea bulbifera Schult.*
*Dentaria bulbifera L.*
*Saxifraga bulbifera* und *cernua L.*
*Cicuta bulbifera* usw.

c) Bulbillen treten als akzessorische Knospen in den Achseln der Deckblätter von Blüten und Blütenstandszweigen auf und vereiteln häufig durch ihre Entwicklung die Frucht- und Samenbildung:

*Lilium, Dioscorea,*
*Agave, Fourcroya.*

Beziehungen zwischen vegetativer Propagation und Beeinträchtigung oder völligem Ausfall der normalen Samenbildung sind hier schon angedeutet. Sie sind auch später mehrfach angenommen, allerdings nicht ohne einschränkende Vorbehalte vorsichtiger Beobachter. So schreibt Darwin (1868, II. S. 229): „Mehrere ausgezeichnete Botaniker und gute praktische Beurteiler glauben, daß lange fortgesetzte Fortpflanzung durch Senker, Ausläufer, Knollen, Zwiebeln usw., und zwar unabhängig von irgendwelcher exzessiven Entwicklung dieser Teile die Ursache davon ist, daß viele Pflanzen keine Blüten produzieren, und daß andere keine fruchtbaren Blüten produzieren, es ist, als hätten sie die Gewohnheit einer geschlechtlichen Zeugung verloren. Daß viele Pflanzen steril sind,

wenn sie auf diese Weise fortgepflanzt werden, läßt sich nicht bezweifeln; ob aber die lange Fortdauer dieser Fortpflanzungsform die wirkliche Ursache ihrer Sterilität ist, darüber will ich wegen des Mangels hinreichender Beweise keine Meinung auszusprechen wagen".

Auch de Bary (1878, S. 484) wies darauf hin, daß mit den als gänzlich samenlos bekannten kultivierten Scitamineen und Dioscoreen auch selten samenbildende Formen wie *Ficaria, Dentaria bulbifera* und die *Allium*-Arten mit zwiebeltragenden Infloreszenzen zum Teil völligen Verlust resp. Funktionsunfähigkeit der beiderlei Sexualorgane, oder doch zum mindesten der männlichen erfahren hätten. „Von den meisten aber bedürfen die Geschlechtsverhältnisse einer genaueren Untersuchung und sind auch die kausalen Beziehungen zwischen der reichlichen Sproßbildung und dem Fehlschlagen der Samen eingehender zu studieren".

Außer den schon von Braun und de Bary genannten wären noch eine große Anzahl anderer Monokotyledonen und Dikotyledonen mit ähnlichen Fortpflanzungsverhältnissen aufzuzählen (vgl. z. B. Hunger, 1887, S. 4 und Nakano, 1910, S. 4). Vegetative Vermehrung durch Wurzelbrut und Brutknöllchen ist nach Hegi (II. S. 206) bei sämtlichen *Gagea*-Arten stark ausgebildet. „Sowohl an der Basis der grundständigen Laubblätter wie am Grunde des Blütenstandes finden sich oft ganze Häufchen von Brutzwiebelchen vor, die gelegentlich bereits am Stengel kleine Blätter erzeugen". Bei *Gagea fistulosa var. fragifera* können die Blüten überhaupt völlig fehlen. Der Blütenstand wird (vgl. Kirchner, Löw und Schröter, I. 3, S. 342) durch ein dichtgedrängtes Köpfchen aus kleinen Brutzwiebelchen von rötlicher Farbe ersetzt, das wie eine Erdbeere zwischen den Hochblättern sitzt und einer sehr ausgiebigen vegetativen Vermehrung dient. Von Dikotyledonen zeigen außer *Cardamine bulbiferum* auch verschiedene *Saxifraga*-Arten, wie *S. cernua, nivalis* und *stellaris* ein Vorwiegen der vegetativen Vermehrung über die geschlechtliche Reproduktion, und bei *Polygonum viviparum f. bulbiferum* finden sich im unteren Teile der Blütenähre zahlreiche Bulbillen, die nicht selten schon an der Mutterpflanze zu kleinen Pflänzchen auswachsen.

Selbstverständlich soll in keiner Weise bestritten werden, daß reichliche vegetative Vermehrung durch Ausläufer, unterirdische Zwiebeln, Rhizome, Knollen usw. sehr wohl neben reichlicher Fruktifikation bestehen kann. Ungeschlechtliche Vermehrung einer höheren Pflanze an sich braucht also weder einen Geschlechtsverlust noch einen hybriden Ursprung zu bedeuten. Für unsere Fragestellung kommt wohl nur ein Teil derjenigen Fälle näher in Betracht, wo ungeschlechtliche Organe, also z. B.

Bulbillen, direkt in den Blütenständen neben oder an Stelle von Blüten vorkommen, oder bei ausbleibender Frucht- und Samenbildung in den Achseln vegetativer Blätter auftreten. Bei Annahme hybriden Ursprunges solcher Formen ist sehr wohl denkbar, daß gerade infolge ihrer Unfähigkeit zur normalen Durchführung der Frucht- und Samenbildung eine Anhäufung von Baustoffen erfolgt, die eine stärkere Entwicklung von Achselknospen an vegetativen Teilen oder innerhalb der Blütenregion möglich macht und bei einjährigen Pflanzen oder einjährigen Organen zur Loslösung und selbständigen Weiterentwicklung dieser Teile führt. Auch die Pflanzen mit der eben beschriebenen Anordnung und Ausbildung von Vermehrungsorganen brauchen nicht durchaus alle hybriden Ursprunges zu sein. So zeichnet sich *Saxifraga granulata* vor den meisten anderen Arten ihrer Gattung durch reiche und leichte vegetative Vermehrung aus, weist aber nach der eingehenden Untersuchung von Juel (1907) eine völlig normale geschlechtliche Fortpflanzung auf. Auch bei *Ranunculus Ficaria* ist neben vegetativer Vermehrung durch Knöllchen nach den Feststellungen von Kindler (1914) eine unter verschiedenen äußeren Bedingungen verschieden starke, im allgemeinen aber doch spärliche Samenbildung möglich[1]). Einen hybriden Ursprung der beiden letztgenannten Pflanzen anzunehmen, liegt wohl zunächst keine Ursache vor. Dagegen sind unter den Pflanzen mit vorwiegend oder ausschließlich vegetativer Propagation andere vorhanden, für deren hybriden Ursprung sich schon mehr Gründe anführen lassen.

Im Nachfolgenden wird nur auf einige wenige Beispiele näher eingetreten. Wahrscheinlich werden sich andere, vielleicht ebenso günstige oder noch vorteilhaftere leicht finden lassen.

## 1. Lilium bulbiferum.

Die Formen der *Lilium bulbiferum*-Gruppe sind nach Fockes (1890) zahlreichen Versuchen bei Bestäubung mit eigenem Pollen fast immer vollständig unfruchtbar. Nach seiner Angabe sollen alle Exemplare eines Standortes auch während mehrjähriger Kultur und Heranzucht in verschiedenen Böden bei gegenseitiger Be-

[1]) Nach Beobachtungen von J. Bouget (vgl. Kirchner, Loew und Schröter, I. 3, S. 342) soll *Gagea fistulosa* an ihren normalen Standorten in ca. 2000 m Höhe gut entwickelte Blüten bilden. In eine Höhe von nur 280 m versetzt, produzierte sie im ersten Jahre gar keine Blüten, sondern nur Brutzwiebelchen. Bei 2000—2600 m Höhe wurden Übergangsformen von der normalblühenden zu einer kleinen Form gefunden, die nur noch zwei schmale grundständige Blätter hatte und Häufchen von Brutzwiebelchen an deren Grunde aufwies.

Auch diese Befunde würden, bei aller Unvollständigkeit, ähnlich denjenigen von Kindler für *Ranunculus Ficaria*, für die Möglichkeit der Beeinflussung des Verhältnisses von Samenbildung und vegetativer Propagation bei einzelnen Pflanzen sprechen.

stäubung keine Frucht ansetzen, sofern sie Nachkommen derselben Samenpflanze sind. Bei seiner Untersuchung erwiesen sich acht *L. bulbiferum*-Formen verschiedener Herkunft untereinander gekreuzt vollkommen fruchtbar, während mit eigenem Pollen bestäubt nur eine einzige derselben hie und da eine unvoll-

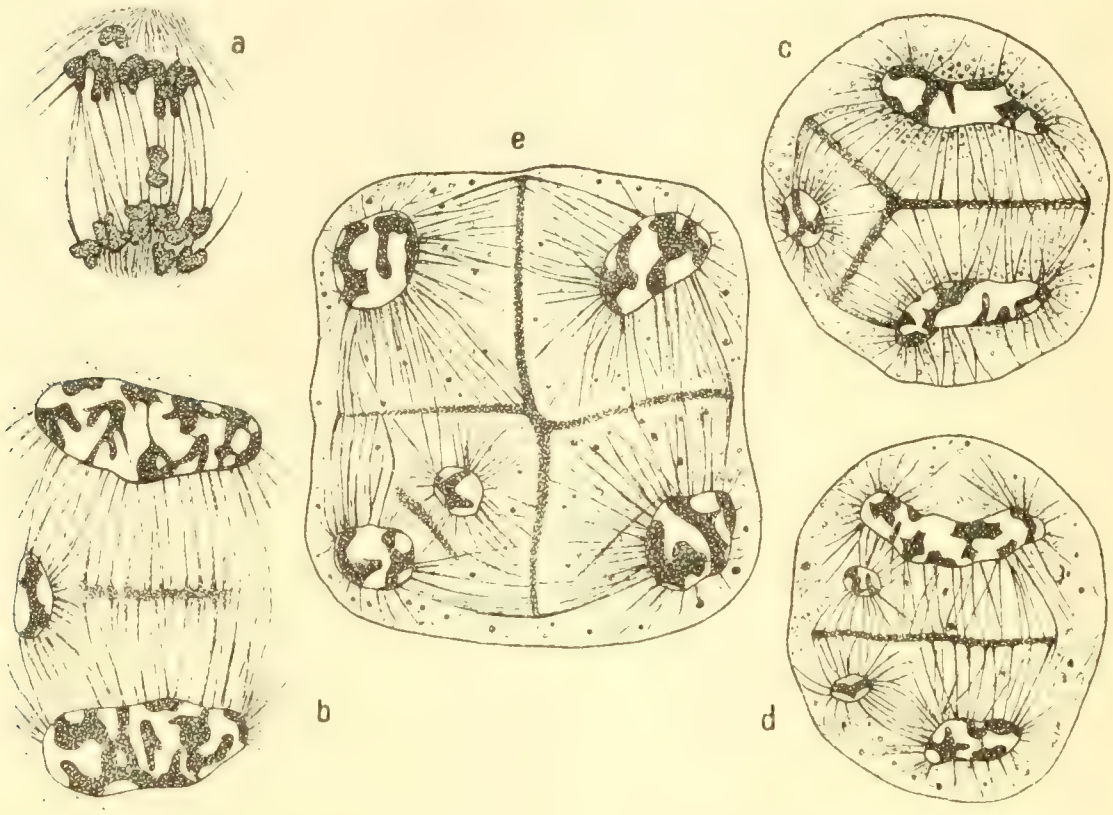



Fig. 133. Kern- und Zellteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva*. *a* Diasterstadium mit einem am Äquator zurückgebliebenen unvollständig gespaltenen Chromosom, *b* Tochterkerne der ersten Teilung mit einem kleinen, ein Doppelchromosom enthaltenden Kern neben der Zellplatte, *c* zwei größere und ein kleiner Kern, von einer Yförmig gespaltenen Zellplatte getrennt, *d* und *e* Stadien aus dem Verlauf der zweiten Teilung, in *d* 2 kleine, aus je einem Tochterchromosom entstandene Kerne, symmetrisch zur Zellplatte gelagert, *e* Enkelkerne und Sonderkerne aus dem zweiten Teilungsschritt mit angelegten Zellplatten. Nach Juel (1897, Taf. 6, Fig. 6—8; Taf. 7, Fig. 11, Taf. 8, Fig. 31).

kommene Frucht erzeugte. Seine Erfahrungen machen es ihm wahrscheinlich, daß

a) alle durch vegetative Sproßung aus demselben Sämling hervorgegangenen Pflanzen (Pflanzen der nämlichen „Paar-Kernbrut", d. h. vegetativ erzeugte Nachkommen aus derselben Zygote) untereinander zur Fruchtbildung unfähig sind,

b) die Feuerlilien durch jeden Pollen, der von einem anderen Sämling desselben Formenkreises stammt, vollkommen befruchtet werden können.

Ganz ähnlich verhalten sich *Hemerocallis flava* und wahrscheinlich auch die übrigen Arten dieser Gattung (siehe Kirchner, Loew und Schröter, Liliaceae, I. 3, S. 324), von denen einzelne, wie *H. fulva* (vgl. Fig. 133), sich durch starke Unregelmäßigkeiten in der Pollenbildung den hybriden Formen nähern. Da auch die von Focke hervorgehobene Selbststerilität der bulbillentragenden *Lilium*-Formen an die Selbststerilität vieler Bastarde erinnert, ist die Annahme eines hybriden Ursprunges einzelner dieser Formen recht naheliegend. Neuere Untersuchungen von Heinricher, die allerdings von ganz anderen Gesichtspunkten aus unternommen worden sind, haben zwar für diese Annahme keine weiteren Anhaltspunkte geliefert, ja scheinen derselben, wenigstens teilweise, entgegenzustehen.

Heinricher (1911) hat durch mehrfache Untersuchungen und vieljährige Kulturen die Unterschiede zwischen *Lilium bulbiferum L.* und *Lilium croceum Chaix*, sowie die Geschlechtsverhältnisse dieser Lilien (Androdiözie und Andromonözie) studiert. Er hat gefunden, daß die Ernährungsverhältnisse das Geschlecht der Blüten bestimmen und männliche Blüten als Hemmungsbildungen aufzufassen sind, die bei Mangel an Baustoffen entstehen. Er kam ferner zu den Feststellungen, daß die Neigung, Bulbillen zu bilden, beiden „Arten", ihren einzelnen Individuen aber in sehr verschiedenem Grade zukommt, daß Bulbillen auch an einem und demselben Individuum in einem Jahre fehlen, im anderen vorhanden sein können und daß schließlich auch die Bulbillenbildung teilweise von dem Ernährungszustand abhängt. Zwischen Blüten- und Bulbillenbildung walten nach ihm korrelative Verhältnisse ob. Förderung der einen hat eine Hemmung der anderen zur Folge. Immerhin gibt er wenigstens eine teilweise Unabhängigkeit der beiden Fortpflanzungsformen voneinander zu. „Im allgemeinen scheint sich ferner bei der Deszendenz der Bulbillenpflanzen auch eine größere Neigung zur Bulbillenbildung zu äußern als an der Deszendenz der Sämlingspflanzen."

Bei der aus Samen erzogenen Nachkommenschaft setzt die Bulbillenbildung erst nach dem Blühen ein. Die aus Bulbillen erwachsenen Pflanzen aber beginnen schon vor dem Blühen mit der Ausbildung der Bulbillen, und damit in Korrelation dürfte die geringere Anzahl der von ihnen produzierten Blüten überhaupt sein.

Diese Ergebnisse Heinrichers stehen mit den aus den älteren Wahrnehmungen Fockes ableitbaren Schlüssen in einigem Gegensatz. Anderseits würde die Auffassung Sturms (1910, S. 12) über das genetische Verhältnis von *L. bulbiferum* und *L. croceum* wiederum für unsere Ansichten sprechen. Unter Berücksichtigung der in den neueren Arbeiten Heinrichers (1911, 1914) niedergelegten Resultate

kann man dieselben etwa dahin modifizieren, daß im Gegensatz zu den früheren Anschauungen wohl nicht *L. bulbiferum*, sondern *L. croceum* als ursprüngliche Hauptart zu betrachten ist. Aus den achselständigen Knospen der Laubblätter entstanden Bulbillen, zunächst vielleicht an steril bleibenden Sprossen, an steril gebliebenen Blütensprossen nach der Befruchtung, bei gut ernährten kräftigen Pflanzen zum Teil auch gleichzeitig mit der Blütenbildung. Bei einzelnen Pflanzen blieb die Neuerwerbung vorübergehender Natur, bei anderen wurde sie erblich fixiert und die Bulbillenbildung schon vor die Blütenbildung verlegt. Das erstere ist nunmehr in der Hauptsache bei *L. croceum*, letzteres bei *L. bulbiferum* der Fall. Für beide ist aber die Möglichkeit denkbar, daß durch Kreuzungen blütensterile metrokline oder patrokline Formen geschaffen worden sind oder geschaffen werden könnten, die sich ausschließlich durch Bulbillen vermehren.

Fig 134. Bulbillentragende Sämlingspflanze von *Lilium croceum Chaix*. Aus Heinricher (1911, Fig. 1).

Die Möglichkeit wäre allerdings auch vorhanden, daß die Bulbillenbildung sich in der Aszendenz spontan ergeben hätte und alle nicht nur gelegentlich oder erst nach der Blütezeit Bulbillen erzeugenden Formen Bastarde wären. Daß Bastarde in diesem Verwandtschaftskreis sehr häufig sind, geht aus den Mitteilungen von Heinricher (1914, S. 1199) hervor, der im Anschluß an Ausführungen über die Kultur der beiden *Lilium*-Arten als Zierpflanzen bemerkt: „Dadurch kommen zahlreiche Bastardierungen zustande und diese ergeben dann in der Tat Übergangsstufen. Außerdem sind daraus vielfach Gartenflüchtlinge hervorgegangen, die in den Floren dann bald als *L. bulbiferum*, bald als *L. croceum* aufgenommen erscheinen".

Auch in der Lebensgeschichte der europäischen Blütenpflanzen wird von Loew und Kirchner (I, 3. Liefg. 17. 1913, S. 507) auf Hybridisation in der Aszendenz dieser Lilien und deren Bedeutung für die Sterilität ihrer Formen hingewiesen.

Sie sind der Ansicht, daß „bei *L. bulbiferum* und *L. croceum* sowie bei anderen verwandten Formen die Selbststerilität der verwildert auftretenden Individuen die Folge zu naher Blutsverwandtschaft und andauernder Vermehrung auf vegetativem Wege ist. Dabei ist der ökologische Umstand von größter Bedeutung, daß diese Wildformen mit ausländischen, unter sich ebenfalls nahe verwandten Arten gekreuzt sind, die unter fremdartigen Lebensbedingungen einer längeren Kultur ausgesetzt waren; ihre oft aus einem und demselben Mutterstock entstammenden Abkömmlinge vermochten in bestimmter Gegend nur als sterile Sproßindividuen sich auszubreiten und zu erhalten".

Der Habitus dieser Lilien brauchte sich, auch unter Annahme von Bastardierungen in der Aszendenz steriler bulbillentragender Formen, nicht stark geändert zu haben. Heinricher (1914) gibt an, daß ein von ihm gezogener Bastard zwischen einer nicht näher bestimmbaren, aber *L. tigrinum* nahestehenden, völlig bulbillenfreien Form ♀ mit *L. croceum* ♂ in mehreren Individuen der $F_1$-Generation dem Vater sehr ähnlich war. Es lieferte diese Kreuzung also einen patroklinen Bastard, „der ohne Kenntnis der Verhältnisse leicht mit diesem verwechselt werden konnte", sich von demselben aber durch die absolute Bulbillenlosigkeit scharf unterschied. Hat sich bei dieser Kreuzung das Merkmal der Bulbillenbildung gewissermaßen rezessiv verhalten, so wäre möglich, daß bei anderen, vielleicht schon bei der umgekehrten Kreuzung, ein entgegengesetztes Resultat zu erhalten wäre und daß aus einzelnen Kreuzungen innerhalb dieses Verwandtschaftskreises auch sterile, sich ausschließlich durch Bulbillen vermehrende patromorphe und metromorphe Bastarde hervorgehen könnten[1]).

## 2. Bulbillentragende Agaven.

Eine weitere Gruppe von Angiospermen, innerhalb welcher vielleicht mit Erfolg die Feststellung von Beziehungen zwischen Bastardierung, Blütensterilität und vegetativer Propagation begonnen werden könnte, sind die Agaven. Über deren

[1]) Für diese Möglichkeit sprechen auch durchaus zwei von Focke (1881, S. 526) angeführte Fälle von Pseudogamie bei Liliaceen. Er erwähnt, daß *Lilium superbum Lam.* von Fr. Parkman mit Pollen von acht anderen Arten bestäubt wurde, nachdem die Blüten schon in der Knospe kastriert worden waren. Es entstanden normal ausgebildete Früchte, in welchen keimfähige Samen in größerer oder geringer Zahl vorhanden waren. Aus diesen Samen wurde wieder reines *L. superbum Lam.* erhalten. Im zweiten der angeführten Fälle ergab *Hymenocallis amoena Hrbt. var. princeps Hrbt.* nach Kastrierung und Bestäubung mit fremdem Pollen nur unvollkommene Samen. Aus diesen gingen indessen doch 4 ganz gleichförmige Pflanzen hervor. Habituell wichen sie von der Mutterpflanze ab und „vermehrten sich durch Brut".

Fortpflanzungsverhältnisse hat erst letzthin Berger (1915) in seiner ausführlichen Monographie der Agaven auf Grund der fast zwanzigjährigen Studien berichtet, die er an der größten europäischen Sammlung lebender Agaven, in dem berühmten Hanbury'schen Garten in La Mortola bei Ventimiglia, vorgenommen hat. Aus dem einleitenden Kapitel seiner Monographie geht hervor, daß die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung durch Bulbillen in dieser formenreichen Gattung sehr stark verbreitet ist und daß deren Beziehungen zur sexuellen Fortpflanzung und zur Samenbildung dabei außerordentlich verschieden sein können.

Eine ganze Anzahl Arten der Reihe *Rigidae* Berger, z. B. *A. miradorensis Jacobi, A. Franceschiana Trelease,* sowie die in den tropischen Ländern der alten Welt, z. B. Java, Philippinen, reichlich verwilderte *A. Cantala Roxb.* (= Fourcroya Cantala Voigt) erzeugen in ihren Rispen regelmäßig Brutpflänzchen. Sie sind nach den Feststellungen Bergers ausschließlich vivipar, setzen überhaupt keine Kapseln an oder bringen sie doch nie zur Reife. Unmittelbar während der Anthese entstehen bei diesen Arten neben den Blüten Bulbillen, oft in überraschend großer Menge. Bei *Eufurcraea* haben diese Bulbillen meist richtige Zwiebelform, bei der Sektion *Roezlia* wachsen sie aber bald zu Brutpflänzchen aus, die bereits einige Würzelchen besitzen, wenn sie vom Winde abgeschüttelt werden und auf den Boden fallen. Schwächliche Eufurcraeen bilden nach der Beobachtung von Berger oft überhaupt keine Blüten, sondern nur noch Bulbillen aus.

Einige andere Agaven, z. B. *Agave Bergeri, A. angustifolia* usw. sind nicht immer, und nicht immer in gleichem Maße vivipar. Sie bringen oft nur Kapseln und dann wieder neben Kapseln auch Brutpflänzchen hervor. Dasselbe ist bei *A. vivipara L., A. Cocui Trelease* der Fall, bei welchen ebenfalls reife Kapseln und daneben reichlich Brutpflänzchen festgestellt worden sind. Berger hat ferner gefunden, daß auch an sonst nicht viviparen Agaven durch Verletzung des Blütenstandes Brutpflänzchen entstehen, wie man das öfters an *A. americana* beobachtet. Gelegentlich eines kalten Winters wurden in La Mortola die jungen Blütenstände von *A. marmorata* und *A. Willdingii* durch Frost beschädigt. In beiden Fällen erzeugten sie im darauffolgenden Sommer eine ganze Menge von Brutpflänzchen. Ausnahmsweise sollen sich auch an den gewöhnlich nie viviparen und an gänzlich unverletzten Agaven Brutpflänzchen im Blütenstand vorfinden. Berger hat das z. B. bei *A. Salmiana* und bei *A. Ghiesbrechtii* beobachtet. In solchen Fällen müssen also wohl unbekannte äußere oder innere Einflüsse als Ursache der Bulbillenbildung angenommen werden.

Aus diesen Beobachtungen Bergers kann man schließen, daß die Fähigkeit zur Brutkörperbildung innerhalb der Gattung Agave sehr verbreitet ist. Bei vielen Formen scheint Brutkörperbildung die einzige Vermehrungsart zu sein; bei anderen ist sie neben Samenbildung möglich. Bei einer Anzahl von Formen ist die Fähigkeit zur Brutkörperbildung ebenfalls vorhanden, tritt dagegen erst bei besonderen äußeren Einwirkungen als Ersatz der sexuellen Fruktifikation in Funktion.

Fig. 135. *Fourcroya cubensis Jacq.* mit Blütenstand gegen Schluß der Anthese. Botan. Garten zu Buitenzorg, Java. 10. Jan. 1906.

Hinsichtlich der Fruktifikation verhalten sich nun die Agaven verschieden. Berger hat in La Mortola gefunden, daß viele Agaven, sowohl solche mit rispigem wie solche mit zylindrischem Blütenstand, keine Früchte ansetzen. Sie sind dann, sofern sie keine Bulbillen erzeugen, wie z. B. *A. calodonta*, *A. Watsoni*, *A. littaeoides* usw. für die Kultur verloren. Es muß nach Berger für diese Formen dahingestellt bleiben, ob sie völlig steril, oder nur selbststeril sind und ob sie bei Bestäubung mit Blüten anderer Individuen Frucht ansetzen würden. Nach den Erfahrungen Fockes mit Sippen von *Lilium bulbiferum* wäre diese Möglichkeit allerdings nicht auszuschließen, immerhin hat Berger bei anderen Formen festgestellt, daß sie

reichlich Kapseln ansetzen, wenn die Bestäubung von Ast zu Ast ausgeführt wird.

Eine kleine Untersuchung, die ich im Februar 1906 im botanischen Garten zu Buitenzorg auf Java an einer als *Fourcroya cubensis Jacq.* angeschriebenen schönen Pflanze ausführen konnte, spricht ebenfalls für völlige Selbststerilität, wenn nicht für absolute Sterilität der reichlich bulbillentragenden Form. Das betreffende Exemplar (vgl. Fig. 135) erzeugte während meines Aufenthaltes in Buitenzorg einen mächtigen terminalen Blütenstand, dessen Blütenzahl nach teilweiser Zählung auf insgesamt 40 000 geschätzt wurde. An der Basis des riesigen Blattschopfes waren zur gleichen Zeit fünf kleinere Blütenstände von Achselsprossen vorhanden. Drei derselben trugen je etwa 2000, zwei ca. 500 Blüten. An diesen akzessorischen Blütenständen wurden Bestäubungs- und Befruchtungsversuche vorgenommen. An einem derselben wurden vom 9. bis 14. Februar insgesamt 96 Blüten, an einem zweiten 15 Blüten bestäubt. Um festzustellen, ob die frühzeitige und starke Entwicklung der Bulbillen diejenige der Blüten hindere und eventuell auch Fruchtknoten mit befruchteten Samenanlagen infolge mangelhafter Ernährung abfallen könnten, wurden an mehreren Zweigen eines dritten Blütenstandes die schon offenen Blüten sowie die sämtlichen Bulbillen und Anlagen zu solchen herausgebrochen. An den folgenden Tagen wurden sodann insgesamt 87 sich neu öffnende Blüten mit Pollen aus Blüten eines anderen Stockausschlages und eines Astes der terminalen Infloreszenz derselben Pflanze bestäubt. An allen drei Blütenständen zeigten aber die bestäubten Blüten in der Regel schon am zweiten Tage nach der Bestäubung Schrumpfung der Narbe und der anschließenden Griffelpartie. Nach fünf Tagen fingen

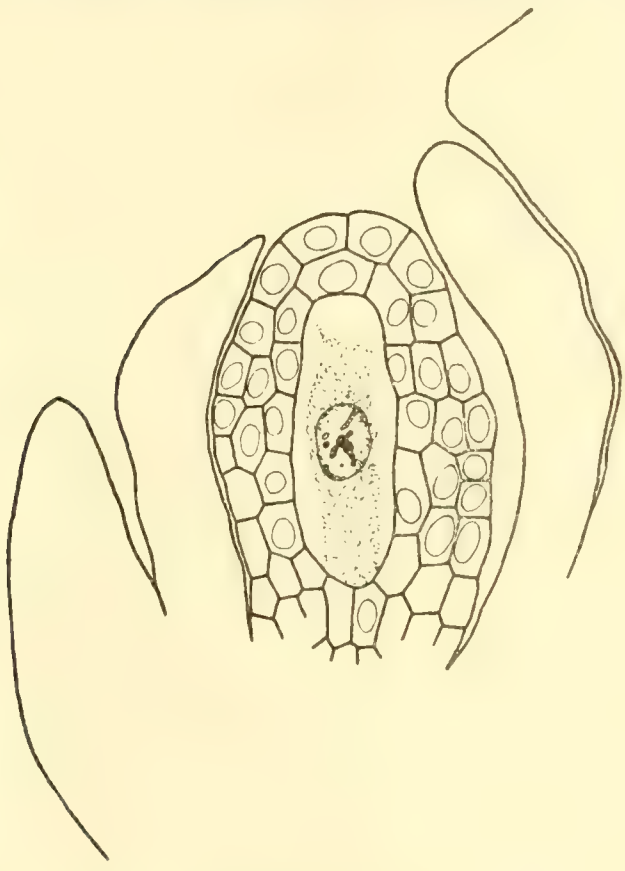


Fig. 136. Junge Samenanlage von *Fourcroya cubensis Jacq.* Äußeres und inneres Integument am Nucellus emporwachsend, im Nucellus die langgestreckte Embryosackmutterzelle, Plasma kontrahiert, Kern median gelagert. Vergr. 580/1.

die meisten Fruchtknoten an einzutrocknen und zu schrumpfen. Nur eine kleinere Anzahl derselben schwoll leicht an, wurde aber später ebenfalls abgeworfen. An allen fünf seitlichen Blütenständen und ebenso an dem terminalen Blütenstand reifte keine einzige Frucht, dagegen bildete sich eine Unzahl von Bulbillen-Pflänzchen, die noch an der Mutterpflanze Längen bis 1 dm erreichten.

Für die Fähigkeit fertiler Agaven zur Kreuzung und damit indirekt für die Möglichkeit von Bastardierungen in der Aszendenz der jetzigen konstant sterilen Formen sprechen verschiedene Beobachtungen. Nach Berger kommt besonders bei Arten mit zylindrischen Blütenständen häufig Bestäubung durch Insektenbesuch vor. Er führt auch an, daß künstliche Bestäubungen an mehreren Orten, so namentlich in Lyon, vorgenommen wurden, daß Kreuzungen in La Mortola nicht selten spontan vorkämen und sich daher annehmen lasse, daß die Entstehung natürlicher Hybriden auch in der Heimat nicht ausgeschlossen sei.

Cytologische Untersuchungen, welche durch Feststellung der Chromosomenzahlen, des Verlaufes der Pollen- und Embryosackentwicklung weitere Anhaltspunkte zur Vergleichung der sterilen und bulbillenbildenden Formen mit Bastarden bieten könnten, sind leider an den Agaven noch fast gar nicht ausgeführt.

Aus der Liste Tischlers (1915, S. 202) geht hervor, daß nach Schaffner die haploide Chromosomenzahl von *A. virginica* 12 beträgt, während Cl. Müller für *A. americana* „sehr viele“ Chromosomen angibt. Es wäre wahrscheinlich eine dankbare Aufgabe, an Materialien aus einem der großen botanischen Gärten oder der Parkanlagen südlicher Gegenden, vor allem natürlich des Gartens von La Mortola mit seinem gut bestimmten Material, die Chromosomenzahlen, ebenso die Entwicklungsvorgänge in den Blüten einer größeren Anzahl von Arten zu untersuchen. Auch darüber liegen erst ganz wenige Angaben vor. Nach Schacht (1859, S. 477) sind die Blüten von *Fourcroya gigantea* „mit gut ausgebildetem Blütenstaub und normalen Samenknospen versehen, denen sogar die Keimkörperchen nicht fehlen“. Doch setzen sie nach seiner Beobachtung niemals an. Auch Goebel beobachtete, wie Hunger (1887, S. 62) mitteilt, in Ceylon und Java an kultivierten Exemplaren derselben Spezies, daß die riesigen Infloreszenzen, trotzdem sie Hunderte großer Blüten tragen, keinen Samen ansetzen. „Es liegt hier“, wie Hunger hinzufügt, „offenbar ein ausgeprägter Fall der Apogamie vor, der wohl genauere Prüfung lohnen würde“.

Über die Teilung der Embryosackmutterzelle und die Entwicklung des Embryosackes der bulbillentragenden und zum mindesten selbststerilen *Fourcroya cubensis Jacq.* kann ich nach eigener

Untersuchung folgendes berichten: Der schmale Nucellus junger Samenanlagen enthält auch zur Zeit, da die beiden Integumente bereits dem Nucellus entlang emporgewachsen sind, noch eine langgestreckte, ebenfalls schmale Embryosackmutterzelle (Fig. 136). Sie ist ziemlich plasmaarm, der Kern in der Regel median gelagert. Der Verlauf seiner Teilung ist noch nicht eingehend studiert worden. Der ersten Kernteilung folgt eine ungefähr äquale Teilung der Mutterzelle (Fig. 137), der zweiten Kernteilung eine erneute Zellteilung nach, so daß die Mutterzelle in eine Reihe von vier ziemlich gleich großen Enkelzellen zerlegt wird. Der Embryosack geht aus der untersten Zelle der Tetrade hervor. Er nimmt rasch an Größe zu, bleibt aber während der drei aufeinanderfolgenden Kernteilungsschritte immer plasmaarm.

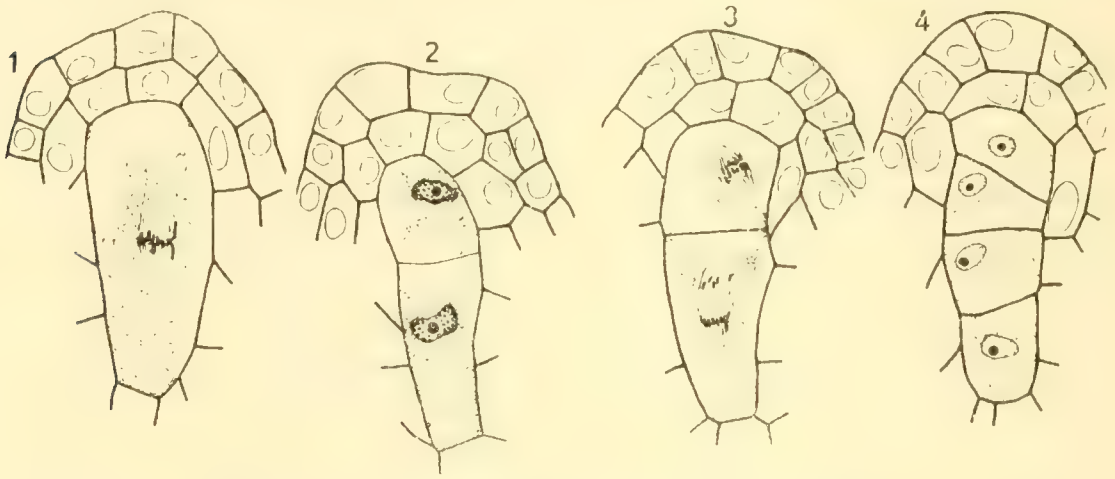



Fig. 137. Stadien aus dem Verlauf der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle von *Fourcroya cubensis Jacq.* *1* Kern der Embryosackmutterzelle in Teilung; *2* die aus der ersten Teilung hervorgegangenen Tochterzellen; *3* Kerne der beiden Tochterzellen in Teilung; *4* Tetrade aus vier in einer Reihe übereinanderliegenden Zellen. Vergr. 580/1.

Ausbildung des Eiapparates, der Antipoden und der beiden Polkerne gehen ohne auffällige Abweichungen vom Normaltypus vor sich.

In abwelkenden, bestäubten Blüten wurden Pollenschläuche in der Mikropyle und am Scheitel des Embryosackes wahrgenommen. Ob es zu einer wirklichen Befruchtung kommt, ist noch nicht festgestellt. In leicht angeschwollenen Fruchtknoten wurden hie und da Embryosäcke mit einer größeren Anzahl von freien Endospermkernen, dagegen bis jetzt noch nie solche mit Stadien der Embryobildung gefunden. Die Zellen des Eiapparates waren auch in Embryosäcken mit Endospermkernen sehr plasmaarm und zeigten häufig Schrumpfungen und andere Anzeichen der Degeneration (Fig. 138).

Die Vorgänge der Pollenbildung sind noch nicht untersucht worden. Daß auch sie unregelmäßig verlaufen, lehrt das

Aussehen der Pollenkörner. Der Pollen von *Fourcroya* ist, wie schon Schacht (1859, S. 355) und H. Fischer (1890, S. 18) erwähnen, auch im reifen Stadium noch zu Tetraden angeordnet. Die Lagerung der Zellen in der Tetrade ist bei *Fourcroya cubensis* sehr verschieden. Am häufigsten sind wirklich tetraedrische, sodann kreuzweise Lagerung der 4 Zellen (Fig. 139). Außer vollständigen Tetraden finden sich nun eine große Anzahl solcher mit geschrumpften Zellen. Am häufigsten sind ein oder zwei Körner der Tetrade, seltener deren drei degeneriert und zusammengeschrumpft. Tetraden

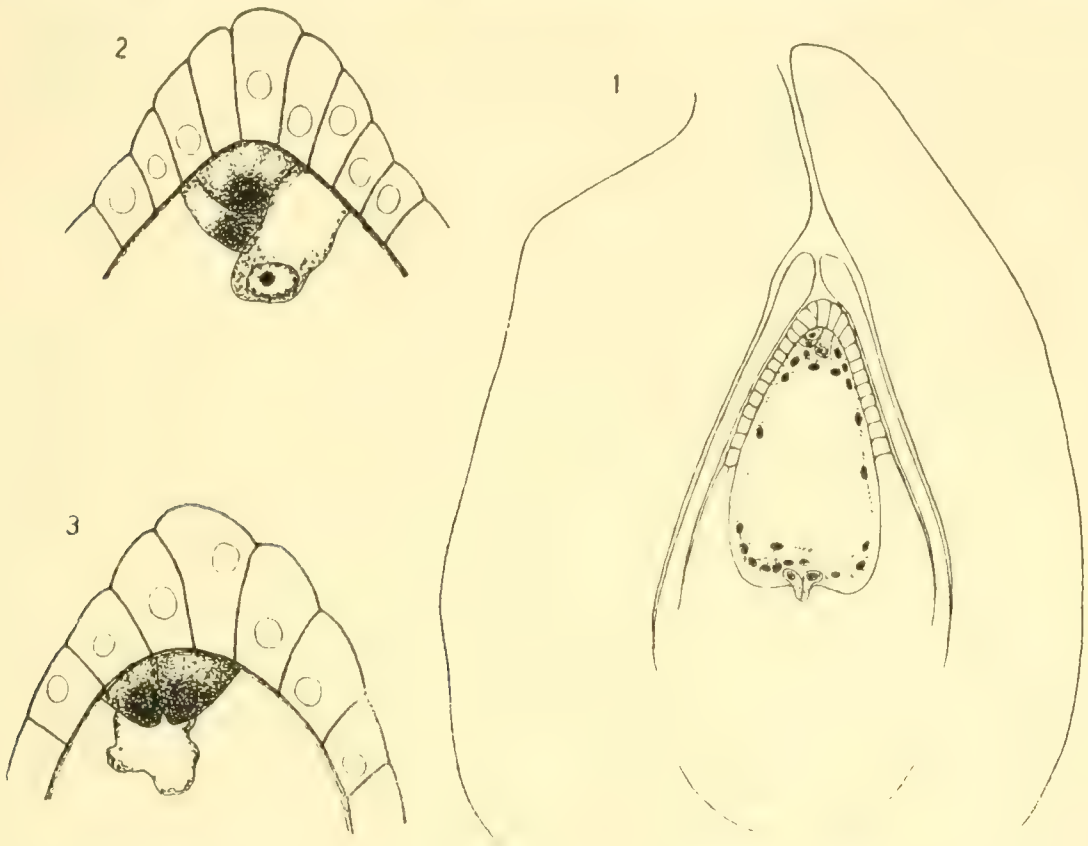



Fig. 138. Samenanlage und Eiapparat aus abwelkenden, bestäubten Blüten von *Fourcroya cubensis Jacq.* *1* Samenanlage mit degenerierendem Eiapparat am Scheitel der großen Embryosackhöhlung, an der Basis zwei Antipoden, im Plasma des Embryosackes eine größere Anzahl von Endospermkernen, Vergr. 87/1; *2* Eiapparat mit noch gut erhaltener, aber schon plasmaarmer Eizelle; *3* Eiapparat mit völlig degenerierter Eizelle. Vergr. 580/1.

mit überzähligen Zellen wurden nicht wahrgenommen. Die in den unvollständigen Tetraden zur Ausbildung gekommenen Körner sind stets ungefähr von gleicher Größe (vgl. Fig. 139), aber von etwas verschiedener Gestalt.

Der genauere Verlauf der Pollenbildung ist dagegen bei *Agave attenuata* von Lary de Latour untersucht worden. Er hat in demselben verschiedene Unregelmäßigkeiten festgestellt, von denen die wichtigste darin besteht, daß in der heterotypischen,

jedoch nicht in der homöotypischen Teilung, infolge des Zurückbleibens von Chromosomen in der Äquatorialebene Sonderkerne entstehen. Über deren Schicksal berichtet der genannte Autor (1908, S. 835): „D'ailleurs le nombre de ces noyaux diminue rapidement, soit par suite de leur fusion avec le noyau principal, soit par suite de leur destruction dans le cytoplasme et l'on ne les trouve que très rarement dans les grains de pollen formés.“ Er vergleicht seine Befunde an *Agave attenuata* mit denjenigen Juels an *Hemerocallis fulva,* sowie mit denen anderer Autoren bei Untersuchungen an Bastarden. Indem er aber die von ihm untersuchte *Agave attenuata, Hemerocallis fulva* und die nach R. Beer ähnliche Unregelmäßigkeiten aufweisenden Fuchsien als reine Arten

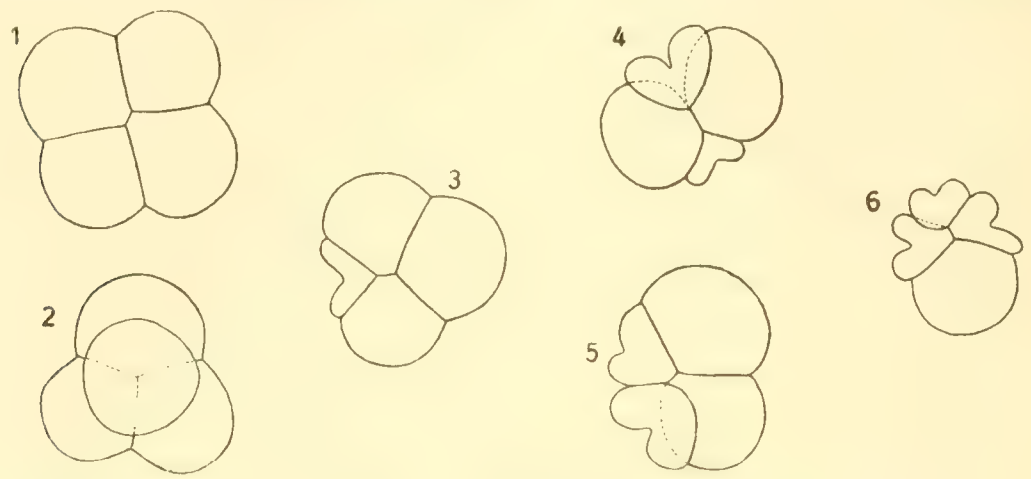



Fig. 139. Pollentetraden von *Fourcroya cubensis Jacq. 1* und *2* normal aussehende Vierergruppen mit tetraedrischer und kreuzweiser Lagerung der vier Körner, *3* Tetrade mit einer degenerierten Zelle, *4* und *5* Tetraden mit zwei und *6* Tetrade mit drei degenerierten Pollenkörnern. Die zur Entwicklung gekommenen Zellen stets ungefähr von gleicher Größe. Vergr. 320/1.

auffaßt, kommt er zum Schlusse, daß die festgestellten akzessorischen Kerne keinesfalls als Charakteristikum hybrider Natur aufzufassen seien. Diese Voraussetzung und dieser Schluß sind zum mindesten nicht einwandfrei. Sie sollen hier nicht weiter diskutiert werden; wir können uns vorderhand mit der Feststellung begnügen, daß die bis jetzt vorliegenden entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Angaben über die Agaven ebensosehr für wie gegen den hybriden Charakter der untersuchten Formen sprechen.

### 3. Cardamine bulbifera (L.) Crantz.

*Cardamine bulbifera* unterscheidet sich von allen anderen Arten der Gattung *Cardamine,* Sektion *Dentaria,* durch den Besitz ungefähr erbsengroßer, meistens rotbrauner Bulbillen, welche in den Blattwinkeln entstehen. Sie setzen sich aus dicken, Reservestoffe speichernden Niederblättern zusammen, fallen im ausgewachsenen Zu-

stande zu Boden und wachsen im nächsten Frühjahr zu neuen Pflanzen aus.

Die Bulbillen von *Cardamine bulbifera* können als eine besonders ausgeprägte Form der auch sonst bei *Cardamine*-Arten verbreiteten vegetativen Vermehrungsorgane aufgefaßt werden. Ähnliche Bulbillen bringen zwar nach O. E. Schulz (1903, S. 287) nur noch *C. tenella* und mitunter auch *C. californica* hervor, allerdings nicht in den Achseln der Laubblätter, sondern einzeln oder in Klümpchen zu zwei bis drei an den langen, fadenförmigen Stielen der Rhizomblätter[1]).

Mit der reichlichen Vermehrung durch Bulbillen geht bei *C. bulbifera* nach den Feststellungen zahlreicher Autoren eine spärliche oder völlig fehlende Samenbildung einher. An den meisten Standorten der Pflanze werden keine oder nur höchst selten reife Schoten mit Samen gefunden. Zuerst hat wohl Warming (1875, S. 84) nicht nur das Vorkommen normal gestalteter, wie bei anderen *Dentaria*-Arten im reifen Zustande aufspringender Schoten und normal keimungsfähiger Samen festgestellt, sondern auch den Keimungsvorgang dieser Samen eingehend verfolgt. Frucht- und auch bulbillentragende Exemplare der Pflanze hatte er auf der kreidereichen Süd-Ostspitze der dänischen Insel Möen gefunden. Später hat A. Winkler (1893, S. 42), nachdem er an zahlreichen Standorten Deutschlands vergebens nach fruchtenden Pflanzen dieser Art gesucht hatte, große Mengen reichlich samenbildender Pflanzen auf dem ebenfalls kreidereichen Boden in der Umgegend von Crampas auf Rügen gefunden. Weitere Funde von samentragenden *C. bulbifera*-Exemplaren sind selten geblieben, und Knuth (1898, $II_1$. S. 92) schreibt: „Nur an sonnigen Stellen, wo Insektenbesuch eintritt, erfolgt Fruchtansatz, im Waldesschatten ist die Pflanze fast immer steril und vermehrt sich hier durch große, bei der Reife schwarzviolette Bulbillen in den Blattachseln. Trotz häufiger Überwachung habe ich in den Wäldern bei Kiel und Flensburg niemals Insektenbesuch wahrgenommen, sowie äußerst selten Fruchtansatz.“ Auch Schulz vermag 1903 erst fünf Standorte anzuführen, an welchen fruchtende Pflanzen dieser Art gefunden worden sind. Alle sind, wie er besonders betont, merkwürdigerweise in der

[1]) Zahlreiche andere *Cardamine*-Arten haben dagegen die Fähigkeit, akzessorische Sprosse in Gestalt von Adventivknospen auf den Blättern zu bilden. Schulz gibt das Vorkommen solcher Knospen für *C. californica, hirsuta, impatiens, macrophylla, pratensis, raphanifolia* und *uliginosa* an. Sie entstehen in der Regel auf der Oberseite der Endblättchen, in der Achsel, welche durch die Gabelung zweier Nerven gebildet wird, in Form kleiner Höckerchen. Aus jedem derselben entwickelt sich, sobald die Blätter der Pflanze mit dem Erdboden in Berührung kommen, ein neues Pflänzchen, welches Wurzeln treibt, in seinem Aufbau weitgehend mit einer Keimpflanze übereinstimmt und nach der Verwitterung des Mutterblattes selbständig weiterwächst.

Nähe das Meeres gelegen, so daß ihm eine Abhängigkeit der Fruktifikation dieser Art von gewissen Standortsbedingungen möglich erscheint. Es ist also, auch ganz abgesehen von unserer besonderen Fragestellung, interessant, diese Abhängigkeit der Samenbildung von *C. bulbifera* von der Bestäubungsmöglichkeit und anderseits von der Zusammensetzung des Substrates, im besonderen vom Kreide- oder Kalkgehalt des Bodens, einmal experimentell zu untersuchen.

Auch an der Westgrenze des Verbreitungsgebietes dieser Art, in der Nordschweiz, hat Kägi (1915, S. 9) ebenfalls eine völlige Sterilität gefunden. „Die Blütezeit ist kurz, 8—10 Tage, die lilafarbigen Blüten verwelken bald, Schoten setzen sich nur selten an, und auch diese fallen früh ab. Die zarte Pflanze welkt überhaupt rasch und im Hochsommer ist meist wenig mehr von ihr aufzufinden. Da sie also keine Samen erzeugt, muß sie auf vegetativem Wege für Vermehrung sorgen."

Zu demselben Resultat haben im Sommer 1917 auch meine Nachforschungen an zwei weiteren Standorten der *C. bulbifera*, im Rheintal bei Buchs und am Luganersee, geführt. Trotz eifrigen Suchens konnte weder am einen noch am anderen Standorte eine reife Frucht gefunden werden. Die meisten Schötchen fallen gleichzeitig mit oder nur wenig nach den Kronblättern ab, ja es scheint, daß es an einer nicht kleinen Anzahl von Pflanzen überhaupt nicht zur Anthese kommt, sondern schon die Blütenknospen welken und verdorren. An beiden Standorten fiel ferner die große Anzahl blütenloser Exemplare auf. Im Vergleich mit den anderen Arten sind zudem die Blütenstände von *C. bulbifera* auffallend blütenarm. An einem gemeinschaftlichen Standorte am Luganersee wiesen die Blütenstände von *C. pinnata* durchschnittlich 10,8, diejenigen von *C. bulbifera* 3,6 Blüten auf. Am Abhang des Alvier ob Buchs im Rheintal betrug die Blütenzahl der wenigen blühenden Exemplare von *C. bulbifera* durchschnittlich 3,1, diejenige von *C. polyphylla* 7,6 und von *C. pentaphylla* 7,9.

Beziehungen zwischen spärlicher Blütenbildung, der gänzlichen oder teilweisen Blütensterilität und der reichlichen vegetativen Vermehrung dieser Art sind offenbar vorhanden und bis jetzt auch stets angenommen worden. „Infolge der bekannten vegetativen Vermehrung der Pflanze durch Bulbillen werden reife Schoten sehr selten beobachtet", schreibt Schulz und gibt auch an, daß an den Fruchtexemplaren die Bulbillen nur in geringer Anzahl oder gar nicht ausgebildet würden. Welches dabei aber der ursächliche Zusammenhang der beiden Erscheinungen ist, ob das Eintreten der Sterilität, wie z. B. aus dem angeführten Zitat von Kägi, oder die „Anpassung an vegetative Vermehrung", wie aus demjenigen von Schulz

geschlossen werden könnte, als primär zu betrachten ist, ist bis jezt völlig diskussionslos geblieben.

Sehen wir auch hier, ob die Annahme eines hybriden Ursprungs der in Frage stehenden Pflanze geeignet wäre, Licht in die noch dunkeln Verhältnisse zu bringen. Der Gedanke, daß *C. bulbifera* ein in der Regel steriler und sich vegetativ fortpflanzender Bastard sein könnte, ist meines Wissens noch nicht geäußert worden, obschon die Verhältnisse so liegen, daß diese Auffassung nicht allzuweit vom Wege liegt. Für den hybriden Ursprung der fraglichen Form können viel mehr Gründe und Resultate bisheriger Untersuchungen ins Feld geführt werden, als zurzeit bei *Lilium* und *Agave* möglich ist.

Artbastarde sind in der formenreichen Gattung *Cardamine* und im besonderen in der Sektion *Dentaria* sehr häufig. Von Schulz ist auch schon die Bedeutung der Bastardierung für die Artbildung in dieser Gattung betont worden, indem er in seinem Kapitel „Entwicklungsgeschichte der Gattung *Cardamine* und ihrer Arten" über die Entstehung der Arten unter anderem schreibt: „Vielfach entwickelten sich auch neue Arten durch Hybridisation". Insgesamt nimmt er für 6 *Cardamine*-Arten hybriden Ursprung an. Eine dieser Arten, *C. maritima*, hält, wie er schreibt, „in den meisten Merkmalen die Mitte zwischen *C. glauca* und *graeca var. eriocarpa*, bisweilen nähert sie sich auch der einen oder anderen Stammart". Ob das Fehlschlagen vieler Samen sich aus der Bastardnatur der Pflanze erklärt, oder als Zeichen der geringen Lebenskraft der Sektion *Pteroneurum* zu deuten sei, will er dahingestellt lassen.

Wenn wir nun gemäß unserer Bastardhypothese auch die sterile *C. bulbifera* den nach Schulz durch Hybridation entstandenen Arten beizählen wollen, so haben wir vor allem zu untersuchen, welche anderen Arten als Eltern in Frage kommen könnten, und welche weiteren Merkmale außer der Sterilität und der vegetativen Vermehrung für einen hybriden Charakter der *C. bulbifera* sprechen würden.

Was zunächst die als Eltern des hypothetischen Bastardes in Frage kommenden Arten anbetrifft, so sind zwei Möglichkeiten seiner Entstehung denkbar: Die jetzt an den meisten Standorten vorkommende sterile und sich ausschließlich durch Bulbillen fortpflanzende Form der *C. bulbifera* kann ein Bastard sein zwischen einer früher verbreitet gewesenen und wahrscheinlich auch jetzt noch lokal vorkommenden fertilen, habituell ähnlichen Stammart und einer anderen, in denselben oder den angrenzenden Gebieten vorkommenden weiß- oder gelbblühenden Art. Zweitens wäre die Möglichkeit einer Entstehung der *C. bulbifera* als eines sterilen Bastardes zwischen zwei anderen der auch gegenwärtig noch

in denselben Gebieten vorkommenden Arten zu prüfen. Eine größere innere Wahrscheinlichkeit dürfte, in Analogie zu den Ausführungen über die Entstehung der apogamen Formen in den Gattungen *Antennaria, Alchemilla, Hieracium* und vor allem der *Chara crinita*, der ersteren Möglichkeit zukommen. Indessen ist auch die zweite nicht zu vernachlässigen, um so mehr, als sie zurzeit leichter zum Ausgangspunkt für orientierende Untersuchungen gemacht werden kann.

Fig. 140. Spontane Bastardbildung zwischen *Cardamine*-Arten der Sektion *Dentaria*. *1* C. polyphylla (W. und K.) O. E. Schulz. *2* C. pentaphylla (Scop.) R. Br. *3* vermutlicher Bastard C. polyphylla × pentaphylla. $^1/_4$ nat. Gr.

Erste Anhaltspunkte für die Prüfung der Wahrscheinlichkeit einer Entstehung der bulbillentragenden sterilen *C. bulbifera* durch Kreuzung anderer Arten werden zunächst das Studium der Verbreitungsgebiete der *C. bulbifera* und der anderen europäischen Arten sowie die Vergleichung ihrer wichtigsten morphologischen Merkmale ergeben. Die gegenwärtige Verbreitung der *C. bulbifera* und der in Frage kommenden anderen Arten allein gibt allerdings, wie für einen Teil der als Bastarde aufgefaßten apogamen Pflanzen, keinen unanfechtbaren Aufschluß. Auch hier könnten Bastard und

Bastardeltern nachträglich verschiedene Änderungen ihrer Verbreitungsareale erfahren haben. Es sei also unter Hinweis auf die langen Standortslisten in der Monographie der Gattung *Cardamine*

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY

Fig. 141. Blattragender Sproßteil von *Cardamine bulbifera (L.) Crantz.* $^1/_2$ natürl. Größe.

von Schulz gestattet, von einer eingehenden Vergleichung der gegenwärtigen Verbreitungsgebiete der europäischen Arten der Sektion *Dentaria* abzusehen und sich auf die Anführung derjenigen

mitteleuropäischen Arten zu beschränken, welche am ehesten als Eltern der *C. bulbifera* in Frage kommen könnten. Es sind

*Cardamine pentaphylla (Scop.) R. Br. = C. digitata (Lam.) O. E. Schulz*
„ *polyphylla (W. K.) O. E. Schulz*
„ *pinnata (Lam.) R. Br.*
„ *enneaphylla (L.) Crantz*

Die Verbreitungsgebiete von *C. bulbifera* dürften sich auch zurzeit noch mit denjenigen der *C. pentaphylla* einerseits und denjenigen der *C. polyphylla* und *enneaphylla*, etwas weniger auch der *C. pinnata* teils decken, teils berühren. Damit wird die Annahme ihrer Entstehung aus einer der Kreuzungen *C. pentaphylla* × *C. polyphylla, pinnata, enneaphylla* wenigstens diskutierbar. Weitere Anhaltspunkte gibt sodann die Vergleichung der eingehenden Artdiagnosen bei Schulz, aber auch der kürzeren Fassungen in den mitteleuropäischen Floren. Die Diagnosen der genannten Arten lauten in den Floren von Schinz und Keller für die Schweiz und Wünsche-Abromeit für Deutschland wie folgt:

| | Schinz und Keller (3. Aufl. 1909, S. 242/43). | Wünsche-Abromeit (10. Aufl. 1916, S. 273). |
|---|---|---|
| *Cardamine pentaphylla (Scop.) R. Br.* (syn. Dentaria digitata Lam.) | 30 — 50 cm. Laubblätter fingerförmig zerschnitten, die unteren 5-, die oberen 3-zählig. | 30—50 cm. Blätter wechselständig, gefingert, 5-zählig, obere 3-zählig. |
| | Kronblätter lila od. rosenrot. | Krone rosenrot. |
| *Cardamine bulbifera (L.) Crantz*[1] (syn. Dentaria bulbifera L.) | 30–60 cm. Laubblätter zum Teil fiederschnittig, die unteren 2—4paarig tieffiederschnittig, die oberen einfach. Laubblattwinkel erbsengroße Brutknospen tragend. | 30—60 cm. Untere Blätter gefiedert, die obersten ungeteilt, lanzettlich. Alle in Blattachseln mit schwärzlichen Zwiebelknospen. |
| | Kronblätter weiß, blaß rosenrot oder lila. | Krone lila, blaßrot oder weißlich. |
| *Cardamine pinnata (Lam.) R. Br.* (syn. Dentaria pinnata Lam.) | 30—60 cm. Alle Laubblätter fiederschnittig, Abschnitte der Laubblätter lanzettlich, spitz, grob gesägt. | 30—60 cm. Blätter sämtlich gefiedert, ohne Zwiebelknospen. |
| | Kronblätter weiß od. blaßlila | Krone weiß oder blaßlila. |
| *Cardamine polyphylla (W. K.) O. E. Schulz* (syn. Dentaria polyphylla W. K.) | 20—30 cm. Alle Laubblätter fiederschnittig, Abschnitte der Laubblätter lanzettlich, lang zugespitzt, scharf gesägt. | |
| | Kronblätter gelblichweiß. | |
| *Cardamine enneaphylla (L.) Crantz* (syn. Dentaria enneaphyllos L.) | | 20—30 cm. Blätter gefingert, 3- oder 5-teilig. Krone gelblichweiß. |

[1] Die Angaben über die Laubblatt- und Kronblattmerkmale von *C. bulbifera* zur Hervorhebung des ungefähr intermediären Charakters von mir gesperrt.

Aus dieser Nebeneinanderstellung der Diagnosen scheint mir hervorzugehen, daß *C. bulbifera* mit ihrer variabeln Blattgestalt und der ebenso variabeln Blütenfarbe sehr wohl eine ungefähr intermediäre Stellung zwischen *C. pentaphylla* und den drei anderen aufgeführten Arten zugeschrieben werden kann. Im Habitus der blühenden Sprosse allerdings scheinen auf den ersten Blick beträchtliche Unterschiede vorhanden zu sein. Die Laubblätter der *C. pentaphylla*, *pinnata* und *polyphylla* (vgl. Fig. 140) stehen, nur durch niedrige Internodien voneinander getrennt, fast alle auf derselben Höhe, während bei *C. bulbifera* der blattragende Sproßteil (Fig. 141) stark verlängert erscheint. Wahrscheinlich sind aber nur die unteren fiederschnittigen und häufig ebenfalls dicht übereinanderstehenden Blätter mit den Laubblättern der anderen Arten zu vergleichen. Die oberen einfachen Blätter scheinen mir bereits dem überverlängerten Blütenstand anzugehören. Sie sind durch Zwischenformen mit den Tragblättern der Blüten verbunden und wohl selber als starkentwickelte Tragblätter aufzufassen, in deren Achsel keine Blüten, sondern nur mehr Bulbillen zur Entwicklung kommen.

Von großem Interesse ist nun, daß von *C. pinnata, polyphylla* und *enneaphylla* Bastarde mit *C. pentaphylla* bekannt und schon vielfach beschrieben worden sind. Es sind dies

*C. pentaphylla (digitata) × pinnata* = *C. digenea (Gremli) O. E. Schulz*
*C. „ „ × polyphylla* = *C. Killiasii (Brügger) O. E. Schulz*
*C. „ „ × enneaphylla* = *C. Grafiana O. E. Schulz.*

Die eingehenden Diagnosen dieser Bastarde[1]) sind bei Schulz (l. c., S. 381) nachzusehen. Sie sollen sämtlich, zum mindesten mit einem Teil ihrer Individuen intermediär zwischen den Elternarten stehen, zum Teil allerdings auch dem einen oder anderen Elter ähnlich sein. Besonders wichtig ist für die Vergleichung mit *C. bulbifera* das Verhalten von Blattgestalt und Blütenfarbe. Die erstere wird z. B. von Kägi für den „typischen Bastard" zwischen *C. pentaphylla* und *C. polyphylla* als ungefähr intermediär angegeben; an einigen Standorten gelang es ihm, „eine gleitende Reihe bis zur reinen *C. pentaphylla* zu beobachten". Die Blütenfarbe dieser Bastarde ist in der Regel heller als diejenige der *C. pentaphylla*, meistens rosa bis fast weißlich; das Gelb des einen Elters tritt in denselben stets zurück. Alle diese Bastarde werden als ganz oder als vermutlich ganz steril beschrieben.

[1]) Weitere *Dentaria*-Bastarde sind:

*C. enneaphylla (L.) Crantz × C. glandulosa (W. K.) Schmalhausen = C. Paxiana O. E. Schulz* (Schulz, 1903, S. 383).

Von Janchen und Watzl (1908) sind auch einige Exemplare eines Bastardes *C. enneaphylla (L.) Crantz × polyphylla (W. K.) O. E. Schulz* innerhalb eines großen Bestandes der reichlich fruchtenden Elternarten gefunden worden. Auch dieser Bastard unterschied sich von den Elternarten durch intermediäre Blattgestalt, „sowie durch das konstante Fehlen ausgebildeter Früchte."

So würde also *C. bulbifera* mit ihrer ebenfalls zwischen den Typen von *C. pentaphylla* und *C. polyphylla* variierenden Blattgestalt, ihrer Blütenfärbung und ihrer Sterilität sich diesen Bastarden anreihen und sich sehr wohl als ein durch vegetative Propagation ausgezeichneter steriler und daher konstanter Bastard auffassen lassen. Ob das unterscheidende Merkmal der Bulbillenbildung dabei unmittelbar als neue Eigenschaft in der $F_1$-Bastard-Generation oder erst später etwa durch Mutation einer vorher sterilen Bastardform aufgetreten ist, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Wem die intermediäre Stellung der *C. bulbifera* zwischen den genannten anderen Arten nicht plausibel genug erscheint, kann sich der anderen Vermutung anschließen, die ich ebenfalls für aussichtsreicher halte, daß die jetzige sterile und bulbillenbildende Form als einseitiger Bastard zwischen einer früher verbreiteten, jetzt aber wahrscheinlich nur noch lokal vorkommenden fertilen Stammart und einer der genannten weiß- oder gelbblühenden Arten aufzufassen ist.

Weitere Untersuchungen, welche die hybride Natur des *C. bulbifera* erweisen könnten, sind zum Teil entwicklungsgeschichtlich-cytologischer, zum Teil experimenteller Natur. Einzelne derselben habe ich bereits begonnen und es ist beabsichtigt, sie als Dissertationsthema fortsetzen zu lassen.

In entwicklungsgeschichtlich-cytologischer Hinsicht wird es sich zunächst darum handeln, die Vorgänge der Pollen- und Embryosackentwicklung der *C. bulbifera* zu studieren und mit denjenigen der genannten fruktifizierenden Arten und ihren natürlichen sterilen Bastarden zu vergleichen. Ergibt die Untersuchung von *C. bulbifera* normale Beschaffenheit des Pollens, so wird zu prüfen sein, ob durch frühzeitiges Ausbrechen der Bulbillen eine Förderung der Fruchtbildung zu erreichen ist. Erfolgt normale Entwicklung der Samenanlagen bis zur Ausbildung der Embryosäcke, so wird zu untersuchen sein, ob in Analogie zu der Selbststerilität der Lilien, eventuell Fruchtansatz durch wirkliche Fremdbestäubung, d. h. zwischen Pflanzen verschiedener Standorte, die sicher nicht Nachkommen derselben „Paarkernbrut“ sind, zu erzielen ist. Ferner wird zu untersuchen sein, ob eventuell Bestäubung mit dem Pollen anderer Arten (d. h. Rückkreuzung mit den Eltern!) zu besseren Ergebnissen als legitime Bestäubung führt. Von besonderem Interesse wird auch sein, festzustellen, ob bei einer solchen „Rückkreuzung“ das Merkmal der Bulbillenbildung ebenfalls auf die Nachkommen übergehen wird oder sich ein ähnliches Verhalten ergeben wird, wie es Heinricher für den Bastard *Lilium spec.* × *L. bulbiferum* beschrieben hat.

Eine zweite Reihe von Studien wird sich mit der Untersuchung

der generativen Organe natürlicher *Dentaria*-Bastarde zu beschäftigen haben. Auf experimentellem Wege wird unter anderem festzustellen sein, ob an solchen Bastarden durch Verhinderung der Blütenbildung, eventuell in Kombination mit Variationen in der Zusammensetzung des Substrates, vor allem besonders reichlicher Ernährung (vgl. *Poa alpina var. vivipara),* eine Entwicklung von Bulbillen veranlaßt werden könnte.

Die dritte und Hauptreihe von Untersuchungen hat, von einem möglichst reinen Ausgangsmaterial ausgehend, die künstliche Erzeugung der verschiedenen möglichen Bastarde zwischen den genannten Arten zum Ziel.

Experimentelle Studien über Bastardbildung zwischen *Dentaria*-Arten liegen, soweit ich die Literatur übersehe, zurzeit wohl noch nicht vor. Sie scheint aber nach den Angaben der floristischen Literatur in gemeinschaftlichen Arealen, auch an Transgressionen der Verbreitungsareale sehr häufig zu erfolgen. So berichtet z. B. Kägi (1915) auf Grund seiner sorgfältigen Studien im Züricher Oberland, daß in demjenigen Teile seines Beobachtungsgebietes, wo das Areal der *C. polyphylla* in dasjenige der *C. pentaphylla* übergreife, die beiden Arten gemischt oder direkt nebeneinander wachsen, auch stets hybride Formen zu beobachten wären. Ebenso fand er Bastarde an Standorten, wo die eine der beiden Arten stark vorherrschte, in einem Falle sogar inmitten eines größeren Bestandes typischer *C. pentaphylla*, von welchem der nächste Standort der *C. polyphylla* mehr als 1 km entfernt war. Er erwähnt auch, daß er den Bastard *C. pentaphylla* × *polyphylla*, seine beiden Eltern und *C. bulbifera* zusammen auf einem Gebiet von kaum 1 km Durchmesser gefunden habe.

Für Kreuzungsversuche günstig ist der Umstand, daß sowohl *C. pentaphylla* wie auch *polyphylla* nach meinen bisherigen Erfahrungen, ganz gleich wie *Cardamine pratensis* nach Hildebrand (1896, S. 325), mit dem Pollen der eigenen Blüte oder von anderen Blüten desselben Blütenstandes belegt, völlig steril bleiben, dagegen mit demjenigen einer anderen Pflanze versehen, reichlich fruchten. Dasselbe ist nun offenbar auch bei einzelnen Kreuzungen zwischen den genannten Arten, z. B. *C. pentaphylla* ♀ × *C. polyphylla* ♂ der Fall. Von 13 nach dieser Kombination bestäubten Blüten setzten nicht weniger als 10 an. Die Früchte zeigten normale Entwicklung und erzeugten eine mittlere Anzahl gleichmäßig großer Samen[1]).

Die Heranzucht der Bastarde, die Prüfung ihrer Fertilität und Befähigung zu vegetativer Propagation werden allerdings besonders

[1]) Die 10 Früchte enthielten im Mittel 7,5 Samen, die 11 Früchte eines kräftig entwickelten Blütenstandes der *C. pentaphylla* nach legitimer Bestäubung durchschnittlich 10,3, diejenigen eines schwachen Fruchtstandes mit 6 Früchten dagegen nur 5,3 Samen.

mühsam und zeitraubend sein, da blühfähige Sprosse nach den vorliegenden Literaturangaben aus den Bulbillen der *C. bulbifera* erst in der zweitfolgenden, aus Samen anderer Arten meistens sogar erst in der dritten Vegetationsperiode erhalten werden.

### 4. Poa alpina L. f. vivipara.

Von besonderem Interesse dürfte für unsere Fragestellung eine genaue Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse der viviparen Gräser *(Poa, Dactylis, Alopecurus, Phleum, Festuca* spec.[1]) werden. Über einzelne dieser viviparen Formen, im besonderen über *Poa bulbosa* und *P. alpina vivipara* liegt eine schon ziemlich umfangreiche Literatur vor, welche bei Hunger (1887), Schuster (1910) und Exo (1916) nachzusehen ist. Ich beschränke mich im folgenden auf die Darlegung der Verhältnisse bei *Poa alpina*[2]).

In seiner schon mehrfach zitierten Untersuchung „Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen" hat sich de Bary bereits mit den Fortpflanzungserscheinungen von *Poa alpina* beschäftigt. Er hat die bei ihr zum Ausdruck kommende Form der Viviparie ebenfalls der Apogamie zugerechnet, also der Erscheinung, „daß einer Spezies oder Varietät die sexuelle Zeugung verloren geht und diese durch einen anderen (ungeschlechtlichen) Reproduktionsprozeß ersetzt wird". Er regte zu einem eingehenderen Studium der Geschlechtsverhältnisse viviparer Pflanzen und zur Feststellung vermuteter kausaler Beziehungen zwischen der reichlichen Sproßbildung und dem Ausbleiben der Blüten- und Samenbildung an. Für *Poa alpina vivipara* sind diese Untersuchungen bald nachher von Goebel (1880, S. 822) vorgenommen worden. Er stellte fest, daß im Verlaufe normaler Entwicklung der Vegetationspunkt der Ährchenachse von *Poa alpina* erst verkümmert, nachdem an ihr 4—10 Blüten entstanden sind. Bei der *var. vivipara* dagegen kehrt er schon nach der Produktion von 1—2 Blüten plötzlich zur Laubblattbildung zurück. Trotz scheinbar normaler Ausbildung von Pollen, Embryosack usw. fand Goebel in diesen Blüten niemals

[1]) Nach der Zusammenstellung von Exo (1916, S. 4) ist Viviparie bis jetzt bei nicht weniger als 45 Gramineen-Spezies festgestellt worden, die 20 verschiedenen Gattungen angehören. Unter diesen viviparen Arten kommen solche vor,

1. die nur ganz selten vivipar auftreten (z. B. *Holcus lanatus, Brachypodium pinnatum, Lolium perenne);*

2. die neben vielen fruchttragenden Infloreszenzen auch *vivipara*-Formen auf derselben Pflanze in ziemlicher Anzahl erzeugen. Hierbei können je nach dem Standorte die Bulbillen oder die Früchte an Zahl vorherrschen. *(Poa alpina vivipara, Aira caespitosa, Aira alpina);*

3. bei denen die vivipare Form stark vorherrscht. *(Poa alpina vivipara, Poa bulbosa).*

[2]) Eingehende Mitteilungen über *Poa bulbosa L.*, die denjenigen über *P. alpina vivipara* vielfach parallel gehen, siehe bei Hunger (1887, S. 13—29).

Samen und er spricht daher die Vermutung aus, daß die Sexualorgane dieser Blüten funktionsunfähig seien. Nach seiner Ansicht ist zweifellos eine Korrelation anzunehmen zwischen dem „Auswachsen“ und

1. der Verminderung der Blütenzahl (1—2 statt 4—10), und
2. der Funktionsunfähigkeit der Blüten, für den Fall als diese sich allgemein bestätigen sollte. „Welcher Vorgang, ob die vegetative Sproßbildung oder das Verkümmern der Blüten aber das Primäre ist, das geht aus dem Geschilderten nicht hervor, und auch der Umstand, daß die Sproßbildung so früh, ehe die überhaupt zur Anlegung kommenden Blüten ganz ausgebildet sind, eintritt, gibt keinen Anhaltspunkt. Jedenfalls aber ist bei der erwähnten *Poa* damit ein Fall von Apogamie, Zeugungsverlust, zu konstatieren, die geschlechtliche Fortpflanzung wird an den betreffenden Exemplaren ersetzt durch Bildung von die Fortpflanzung übernehmenden Sprossen“. Weitere Untersuchungen über die Blütenverhältnisse von *Poa alpina vivipara* und Versuche zur Feststellung ihrer Erblichkeitsverhältnisse führten Hunger zu einer Bestätigung der Annahmen Goebels und zu dem etwas modifizierten Schluß, daß die viviparen *Poa*-Arten allerdings zu den apogamen Pflanzen gehörten, *P. alpina vivipara* aber nur unvollständig apogam sei.

Sehen wir zunächst, wie weit aus der Formenbildung, der natürlichen Verbreitung der viviparen Form und vor allem aus den Ergebnissen von Kulturversuchen auf ganzen oder teilweisen Geschlechtsverlust und aus diesem wiederum auf hybriden Ursprung geschlossen werden kann.

### a) Bisherige Untersuchungen über Vorkommen, Standortsverhältnisse der verschiedenen Formen von *Poa alpina* und Ergebnisse von Kulturversuchen.

*Poa alpina L.* ist nach Schröter (1908, S. 272) „eines der anpassungsfähigsten, vielförmigsten, weitestverbreiteten und wirtschaftlich wichtigsten Gräser der Alpen, das von der subalpinen Region bis zu den höchsten Kämmen und Gräten uns entgegentritt, bald in imponierenden kniehohen Massenvegetationen auf dem fetten Boden wohlgepflegter Alpenwiesen, bald in reduzierten, vereinzelt dem Schutt der Nivalregion entspringenden, kaum 2 cm hohen Zwergformen, bald als oberster Pionier exponierter Gipfel“. Nach Hegi (I. 1906, S. 310) herrscht in gewissen Gegenden die samenerzeugende Form stark vor, während (z. B. im Puschlav) die vivipare schwach vertreten ist. In anderen Gegenden dagegen (z. B. im Züricher Oberland) „tritt die vivipare Form allein auf und führt dann ein ganz absolutistisches Reich“.

Über Vorkommen, Konstanz und Erblichkeit dieser Formen liegen eine ganze Anzahl von Äußerungen und Untersuchungen vor. Schröter und Stebler (1889, S. 116) führen unter den zahlreichen Varietäten von *P. alpina* u. a. als die auffallendsten *P. alpina var. vivipara* an, deren Ährchen in Knospen auswachsen, und *P. alpina var. fructifera* oder *seminifera* mit völlig normalen,

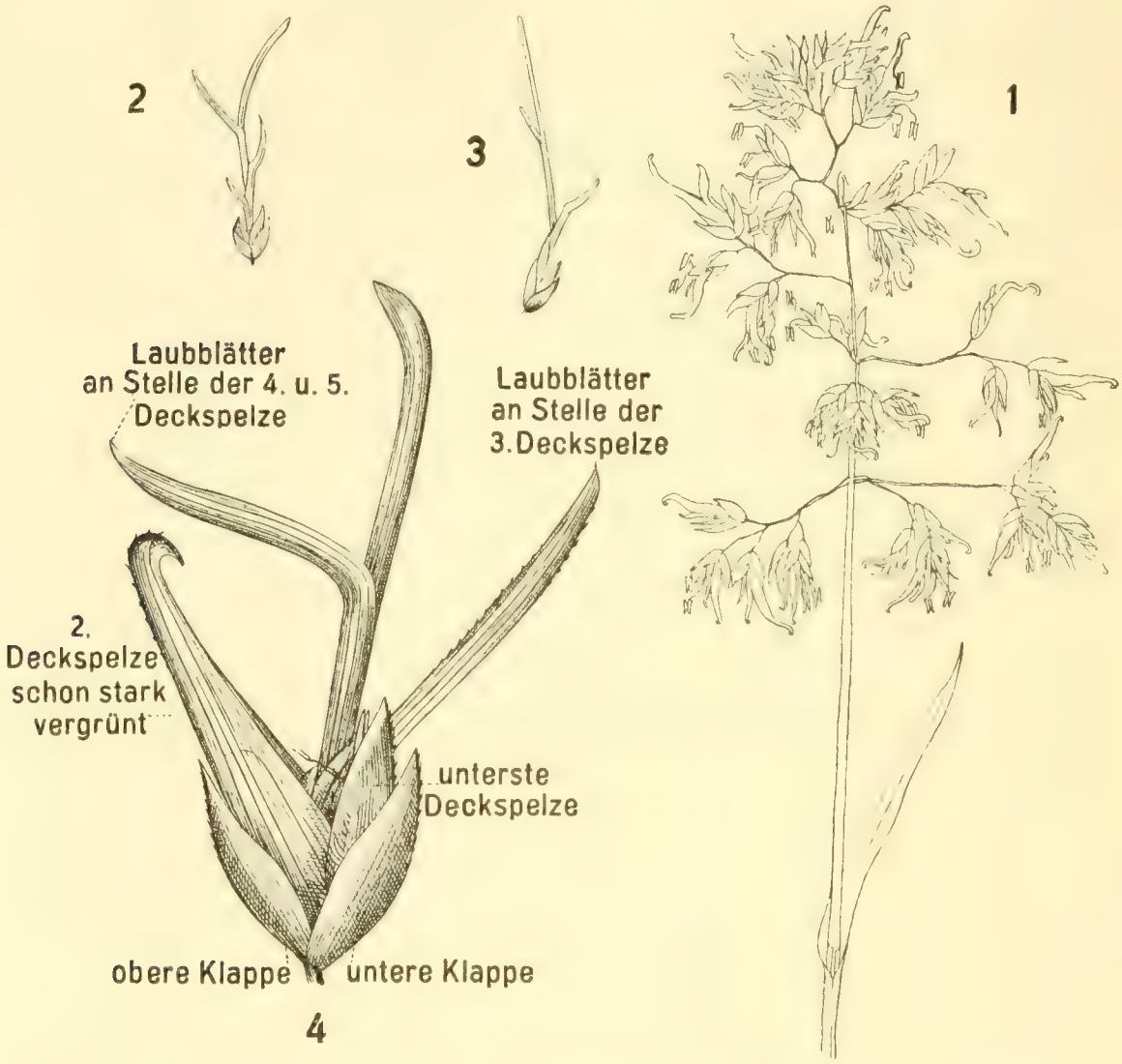



Fig. 142. Blütenstand und Ährchen von *Poa alpina v. vivipara*. *1* Bulbillen und vereinzelte Blüten tragende Rispe (also eigentlich wohl *f. intermedia*); *2* und *3* bulbillentragende Ährchen, Vergr. 1/1; *4* vivipares Ährchen, die unterste, noch normale Deckspelze trägt eine Blüte in ihrer Achsel, deren vertrocknete Narben herausragen, Vergr. 6/1. Nach Schröter (1908, Fig. 119 B, Fig. 120, 10, 11, 13).

fruchttragenden Ährchen. „Bei der Aussaat zeigen sich diese beiden Formen konstant; sät man die Bulbillen (Knospen) aus, so erhält man nur lebendiggebärende Pflanzen; aus den Früchten dagegen gehen nur fruchttragende Pflanzen hervor“. Nach den Erfahrungen dieser beiden Autoren „ist das Auswachsen der Ährchen zu Knospen nicht auf die Einwirkung des Standortes zurückzuführen und etwa der

reichlichen Ernährung oder der größeren Feuchtigkeit zuzuschreiben, sondern es ist eine der Pflanze innewohnende Eigenschaft, die sich auf die Nachkommen vererbt".

Die Ursache des „Lebendiggebärens" von *Poa alpina* ist, wie Schröter (1908) ausführt, jedenfalls keine direkte Folge der Einwirkung des Alpenklimas (etwa der Bodenfeuchtigkeit oder der kurzen Vegetationsperiode), denn neben den bulbillentragenden Exemplaren kommen unter denselben klimatischen Be-

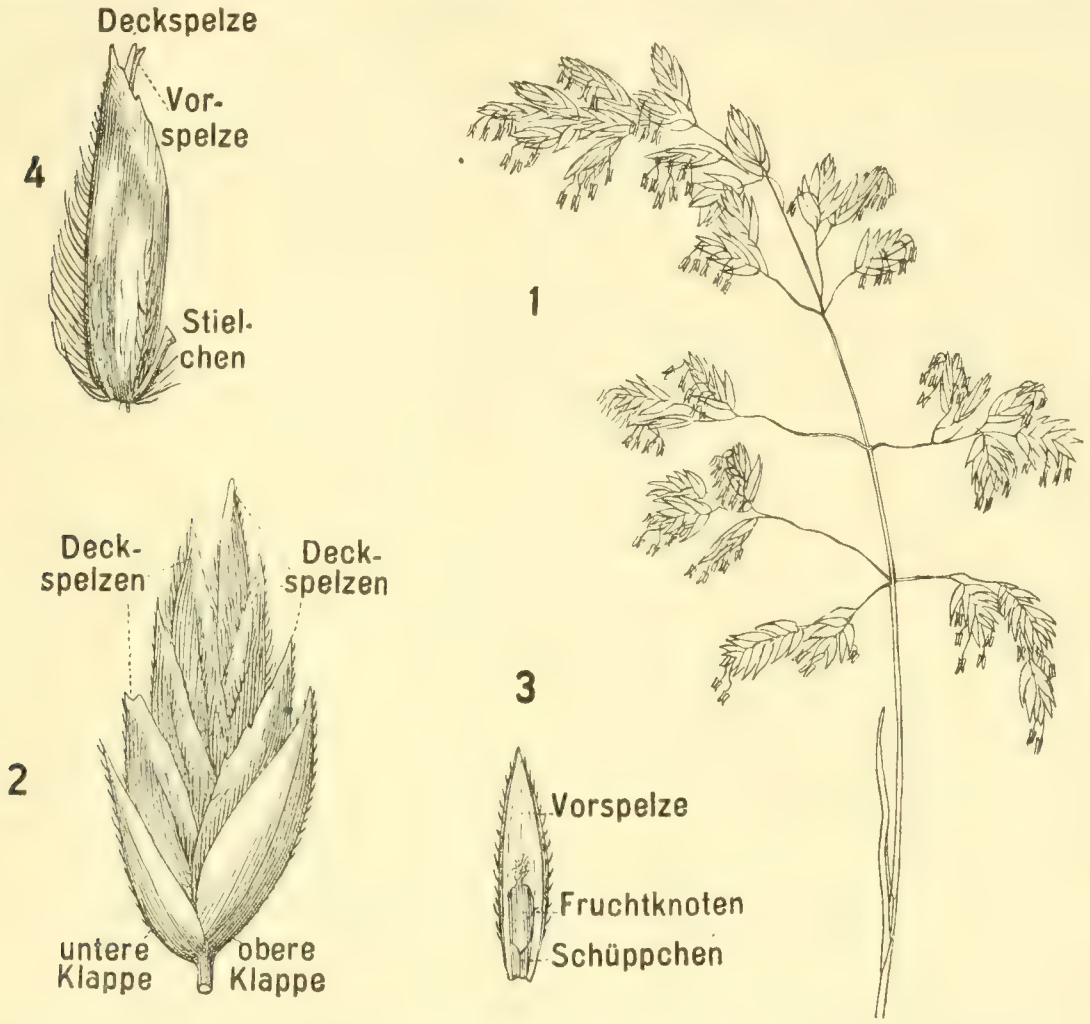



Fig. 143. Blütenstand uud Ährchen von *Poa alpina v. fructifera*. *1* Habitusbild der blühenden Rispe; *2* Ährchen vor der Blüte; *3* Vorspelze von innen gesehen, mit Schüppchen und Fruchtknoten; *4* Scheinfrucht, d. h. echte Frucht umgeben von dem einschließenden Spelzenpaar. Nach Schröter (1908, Fig. 119 A, und Fig. 120, 4, 6, 7).

dingungen auch fruchttragende vor. Da auf der Fürstenalp (1780 m über M.) und auf dem Versuchsfeld der Samenkontrollstation in Zürich sowohl samen- wie bulbillenbildende Form konstant blieben, d. h. aus Bulbillen immer wieder bulbillentragende Exemplare, aus Samen neue samentragende Pflanzen hervorgingen, beide Formen also „samenbeständig" sind, faßte er sie als erbliche Abarten der Art auf. Wie Schröter erwähnt ist dagegen Weinzierl

zu anderen Resultaten gekommen. In seinen Kulturen auf der Sandlingalp bei Aussee bildeten die bulbillentragenden Individuen im Laufe der Jahre auch Früchte aus. Immerhin erschien Schröter nach den bis damals vorliegenden Beobachtungen „die Auffassung als die bestbegründete, daß die bulbillentragende Form eine spontan entstehende, erbliche und mehr oder weniger konstante Mutation ist; im Alpenklima mit seiner kurzen Vegetationszeit und der Unsicherheit der Fruchtreife ist sie gegenüber der samentragenden Form im Vorteil und breitet sich deshalb aus".

Dieser Auffassung hat später auch Schuster (1910, S. 262) beigepflichtet. Er denkt sich die *f. vivipara* entstanden als „Anpassung an eine sehr günstige physikalische Bodenbeschaffenheit, speziell reichliche Stickstoffzufuhr, verbunden mit starker Feuchtigkeit, die durch den Boden aufgespeichert wird". Von den Resultaten seiner Experimente sind für unsere Betrachtung folgende besonders wichtig:

a) Aus Samen und Bulbillen im freien Gartenland und auf gut gedüngter Erde gezogene Pflanzen blieben in der Tochter- und Enkelgeneration samenfest. Die Bulbillen vererbten die Viviparie, und zwar sowohl im Münchener botanischen Garten als auch im Alpengarten auf dem Schachen.

b) Bei Kultur der *f. vivipara* auf stickstoffarmem und trockenem Substrate wird die Viviparie unterdrückt und es treten Rückschläge zur samentragenden Form auf, die in beschränkter Zahl Samen ansetzen.

c) Versuche, eine *P. alpina f. fructifera* durch Änderung der Kulturbedingungen, wie Feuchtkultur, Zufuhr von Stickstoff- oder Phosphatverbindungen, in eine *f. vivipara* zu verwandeln, blieben resultatlos, die samentragende Form behielt auch unter günstigen Kulturbedingungen die normale Fortpflanzung bei.

Von besonderem Interesse sind die bisherigen Angaben über experimentelle Befunde betreffend die Rückkehr der viviparen zur fruchttragenden Form.

Bei den von Schröter beschriebenen Versuchen blieben sowohl die samen- wie die bulbillenbildende Form in ihrer Nachkommenschaft konstant, aus Bulbillen gingen immer wieder bulbillentragende Exemplare, aus Samen neue samentragende Pflanzen hervor. Auch die aus Bulbillen gezogenen Pflanzen Schusters erzeugten immer wieder neue vegetative Knospen in ihren Infloreszenzen. Exo dagegen schreibt (l. c., S. 25): „Von den Bulbillen meines Kulturfeldes brachte ich Anfang Juli 1912 ungefähr 20 in freies Gartenland, und schon nach $2^1/_2$ Monaten hatten sie blühende Rispen erzeugt, deren Ährchen aus ihren Blüten die Antheren ganz normal an langen Filamenten zur Entleerung von Pollenkörnern hervorstreckten. In den zu dieser Blütezeit untersuchten Ährchen war von einer

versuchten Ausbildung vegetativer Knospen nichts zu sehen. Die Viviparie wurde also aufgegeben, die Produktion von Früchten allerdings nicht zu Ende geführt“ [1]). Die ausgesäten Bulbillen vererbten also nicht, wie Schröter und Schuster annahmen, sogleich die Viviparie, sondern „kehrten zunächst zu der fruchttragenden Form zurück“. Im nächstfolgenden Jahre aber wurden die sämtlichen Stöcke, die inzwischen starke Horste gebildet hatten, wieder vivipar; jede ehemalige Bulbille, die zunächst 4—5 blühende Rispen ohne vegetative Knospen in ihren Ährchen erzeugt hatte, lieferte nun vivipare Ährchen tragende Rispen, deren Zahl per Stock sich auf 20—30 belief.

An der Richtigkeit dieser Beobachtungen Exos ist nicht wohl zu zweifeln. Sie stimmen durchaus überein mit einer Angabe von Hunger, der schon 1887 (l. c., S. 33) geschrieben hat: „Auch *Poa alpina* kultivierte ich zur Feststellung der Erblichkeitsverhältnisse; eine Anzahl Bulbillen wurde im Herbst in Töpfe gepflanzt und ergab größtenteils gegen Weihnacht schwächliche, aber normalblühende Exemplare ohne jede Sprossung; alle Blüten waren fruchtbar“.

Ein innerer Widerspruch zwischen den Angaben von Schröter und Schuster einerseits, den Befunden von Hunger und Exo anderseits ist aber nicht vorhanden. *Poa alpina* ist wie andere vivipar auftretende Gräser im allgemeinen an solchen Standorten zu beobachten, die mit großer Feuchtigkeit gesegnet sind und zieht vor allem düngerreiche Wiesen den anderen Standorten vor. Bei Anpflanzung viviparer Formen auf magerem, stickstoffarmem und trockenem Boden treten nach Schröter häufig Rückschläge zu den fruchttragenden Abarten ein und Schuster ist es überdies gelungen, durch entsprechend veränderte Kulturbedingungen vivipare in fruchttragende Exemplare umzuwandeln. Die Bulbillenbildung ist auch bei *P. alpina vivipara* an günstige Ernährungsbedingungen gebunden; fehlen diese, so bleiben die Pflanzen steril oder gehen zur Blüten- eventuell sogar zur Fruchtbildung über. Die erstmalige Bildung blütentragender Rispen an den von Hunger und Exo im Spätsommer und zu Winters Anfang aus Bulbillen gezogenen Pflanzen ist wohl ebenfalls in ungünstigen Ernährungs- und Entwicklungsverhältnissen der jungen Pflanzen begründet. Daher ist auch Exo der Ansicht, daß seine Beobachtungen der Schröterschen Hypothese von der „erblichen und mehr oder weniger konstanten Mutation der bulbillentragenden Form“ nicht entgegenstehen. So dürften also die bisherigen Befunde über die Fortpflanzungserscheinungen von *Poa alpina* sich dahin resümieren lassen,

[1]) Von mir gesperrt.

daß nach allgemeiner Annahme außer rein fertilen sowie den halb fertil halb viviparen Sippen und Stämmen ganz sicher auch Individuen oder Stämme von *Poa alpina* vorkommen, die sich ausschließlich apomiktisch fortpflanzen und nur unter ungünstigen Kulturbedingungen eine Hemmung der Bulbillenbildung und eine (scheinbare?) Rückkehr zur fertilen Form zeigen.

### b) Untersuchungen über Entstehung und Bau der Blüten in viviparen Ährchen.

Die Verschiedenheiten im Aufbau der *Poa alpina fructifera-* und *vivipara*-Ährchen sind aus Fig. 144 zu ersehen. Über die Morphologie der fertilen Blüten sowie der Bulbillen orientieren die dem „Pflanzenleben der Alpen" Schröters entnommenen Figuren 142 und 143.

Über die Morphologie der viviparen Ährchen auf frühesten wie auf älteren Entwicklungsstadien hat am eingehendsten Exo (l. c., S. 8) orientiert. Von besonderem Interesse sind in Hinsicht auf die Beurteilung der Korrelationen zwischen Bulbillenbildung und Verlust der Samenproduktion die Angaben über die Ausbildung der Blüten in bulbillentragenden Ährchen. In den nach hunderten zählenden untersuchten Ährchen wurden niemals Bulbillen gefunden, die nur aus der vegetativen Knospe bestanden hätten, in denen die Blütenbildung also gänzlich unterdrückt gewesen wäre. Blüten werden immer und zwar zu 1—4 angelegt, wobei allerdings in weitaus der großen Mehrzahl der Ährchen bloß die unterste Blüte zu stärkerer Entwicklung gelangt. In dieser allein werden in der Regel auch die sämtlichen Blütenteile entwickelt. Schon in der zweiten Blüte sind häufig nur noch die Antheren erkennbar, der Fruchtknoten zeigt wenig Differenzierung, die Vorspelze bleibt klein und die Deckspelze ist schon in Verlaubung begriffen. Sehr häufig kommt in den Ährchen auch nur eine einzige Blüte zur Anlage, während die zweite Blüte bereits in der Bildung der vegetativen Knospe aufgeht. An solchen Vegetationspunkten ist dann nicht mehr die geringste Andeutung der sonst typischen Einzelteile des Androeceums und Gynoeceums wahrnehmbar. Alle Organanlagen gehen zur Bildung von Bulbillenblättern über. Der Nucellus der Samenanlage verkümmert, die Integumente und Lodiculae werden wie die Anlagen der Antheren in vegetative der Brutknospe zugehörende Blattorgane umgewandelt.

Ihre relativ vollkommenste Entwicklung erreicht die unterste Blüte des Ährchens erst, wenn die vegetative Knospe desselben zum Abfallen reif ist. Deck- und Vorspelze haben sich um ein Geringes voneinander entfernt.

Damit wäre den Antheren die Möglichkeit gegeben, aus den Spelzen herauszutreten und durch Ausstreuung der Pollenkörner die freiliegenden Narben zu bestäuben. Nach den Beobachtungen von Exo tritt dies aber nicht ein. Die Antheren sollen zwar in der ersten Blüte des Ährchens kräftig entwickelt und mit Pollenkörnern oft dicht angefüllt sein, aber weder aus den Spelzen heraustreten noch sich öffnen. Auch in solchen Blüten, die an schon abgefallenen und angewurzelten Knospen saßen, waren noch keine Pollenkörner aus den Antheren entlassen worden[1]). Kommt in viviparen Ahrchen eine zweite, dritte oder sogar vierte Blüte zur Entwicklung, so bleiben sie doch stets in der Ausbildung hinter der erst angelegten Blüte zurück. In Ährchen, deren Brutknospe zum Ablösen reif ist, weisen diese Blüten erst unscheinbare und kleine Stamina auf, die sehr oft nicht mehr zur Erzeugung von Pollenkörnern kommen. Auch die Samenanlagen sind nur wenig entwickelt, ebenso die Pistille; in einzelnen Blüten waren sogar weder Integumente noch Narben vorhanden.

Während bei anderen Gramineen (vgl. Coulter und Chamberlain, 1903, S. 136) im reifen Pollenkorn neben dem vegetativen Kern zwei generative Kerne vorhanden sind, war eine ähnliche Ausbildung des Polleninhaltes dieser Blüten nicht feststellbar. Im Gegenteil fand Exo in vielen Antheren völlig sterile Pollenkörner ohne Plasma und Kern. Vollkommen befruchtungsreife Embryosäcke waren in den abgefallenen und noch mit der vegetativen Knospe zusammenhängenden Blütchen niemals vorhanden. Da an den Narbenschenkeln auch keine Pollenschläuche gefunden wurden, ist nach Exo „keine der wichtigsten Vorbedingungen zur sexuellen Produktionsmöglichkeit von Früchten erfüllt“ [2]).

### c) Neue Fragestellung auf Grund der Bastardhypothese.

Durch die bisherigen Kulturversuche und Untersuchungen über Aufbau und Entwicklung der Ährchen und Blüten von *P. alpina vivipara* sind Korrelationen zwischen der Verminderung oder völligen

[1]) Diesen Angaben widersprechen teilweise diejenigen von Hunger, der (1887, S. 32) schreibt: „Die erste Blüte ist dagegen immer normal beschaffen; nur selten kommt sie nicht zum Aufblühen; die Antheren öffnen sich aber dann häufig noch innerhalb der geschlossenen Blüten und bedecken hierdurch die federigen Narben reichlich mit Pollen“.

[2]) Auch über die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes lauten die älteren Angaben von Hunger positiver (l. c., S. 32). „In der Samenknospe entwickelt sich der Embryosack und in ihm die Sexualzellen, die der Beobachtung verhältnismäßig leicht zugänglich sind, und deren Aussehen überdies sich in nichts von dem normaler unterscheidet. Trotzdem kommt es in der Mehrzahl der Fälle nicht zur Embryoentwicklung.“

Unterdrückung der Blütenbildung, der Funktionsunfähigkeit der noch zur Ausbildung kommenden Blüten und der Bulbillenbildung wohl völlig sichergestellt. Die weiteren Fragen, die sich daraus ergeben, sind noch nicht beantwortet, aber wenigstens mit aller Deutlichkeit gestellt worden: Ist die Korrelation zwischen den beiden Erscheinungsgruppen kausaler Art und wenn ja, welcher Vorgang ist alsdann der primäre? „Bedingt die aus irgendwelcher Ursache auftretende Sproßbildung innerhalb der sexuellen Regionen den Zeugungsverlust, oder ist erstere die Folge des letzteren? Welche äußere oder innere Ursache veranlaßte wiederum, welche von beiden man auch als die ursprüngliche ansehe, diese, oder wenn sie nicht in kausaler Abhängigkeit stehen sollten, beide? Ist die Aufgabe des normalen Verhaltens eine rasche und plötzliche gewesen, oder ist der verschiedene Grad der Um- und Rückbildung der Ausdruck dafür, daß die Pflanze noch innerhalb des Umwandlungsprozesses in der Richtung vollständiger Aufgabe des normalen Verhaltens steht oder ist er als das Bestreben zu deuten, zu demselben zurückzukehren?“ Das alles sind Fragen, die schon Hunger (l. c., S. 36) in der Besprechung seiner eigenen Untersuchungsresultate gestellt hat. Sie erinnern an die Fragestellungen, zu denen wir bei der Besprechung anderer Formen apomiktischer Fortpflanzung gedrängt worden sind.

Hunger ist geneigt, nicht die Sprossung, sondern den Geschlechtsverlust als primären Vorgang aufzufassen. Durchaus sichere Anhaltspunkte für die Entscheidung in der einen oder anderen Richtung scheinen ihm zwar noch zu fehlen. Doch hält er das Vorkommen nicht sprossender, aber apogamer Individuen nur schwer mit der Vorstellung vereinbar, daß die Sprossung die primäre, bedingende Erscheinung sei. Verhältnismäßig leicht seien dagegen die beobachteten Tatsachen mit der Annahme in Einklang zu bringen, daß die Sprossung durch die Apogamie veranlaßt werde, um so mehr, als für diese Auffassung auch andere Beobachtungen sprechen. Er verweist darauf, „daß das Reproduktionsvermögen organischer Wesen relativ leicht aus oft nachweisbaren, noch öfter aber aus nicht erkennbaren Ursachen erschüttert und gestört wird. So ist es auch leicht denkbar, daß auch die viviparen Poen durch irgendwelchen, jedenfalls nur vermutungsweise angebbaren Vorgang ihrer geschlechtlichen Funktionsfähigkeit verlustig gegangen sind“.

Vom Standpunkte unserer Arbeitshypothese aus werden künftige Untersuchungen dahin zielen müssen, Hybridation als Ursache der Sterilität und der damit verbundenen Vermehrung durch Bulbillen nachzuweisen[1]). Wie bei den anderen in

[1]) Der Versuch, äußere Ursachen aufzufinden, die ihrerseits wieder den Geschlechtsverlust herbeigeführt haben könnten, führte Hunger dazu, für *Poa*

diesem Kapitel besprochenen Pflanzen werden dazu Untersuchungen nach zwei verschiedenen Richtungen vorzunehmen sein: Feststellung der Erblichkeitsverhältnisse der sich verschieden fortpflanzenden Formen und zytologische Untersuchung derselben.

Erblichkeitsverhältnisse: Betrachten wir die unter günstigen Ernährungsbedingungen völlig sterilen, sich ausschließlich durch Bulbillen vermehrenden Exemplare als Bastarde, so ist verständlich, daß sie immer wieder bulbillentragende Formen und nur gelegentlich als „Rückschläge" samenbildende Nachkommen erzeugen. Um dieses Ergebnis zu sichern, sind noch folgende Fragen zu beantworten:

Entstehen aus den Bulbillen wiederum nur sterile, sich ausschließlich vegetativ vermehrende Individuen oder sind einzelne ihrer Nachkommen durch geschlechtliche Fortpflanzung zur Frucht- und Samenbildung befähigt?

Wie gestaltet sich die Nachkommenschaft der fertilen Rückschläge der *f. vivipara*, wenn Selbstbestäubung der Blüten, wie, wenn Bestäubung mit der *f. fructifera* vorgenommen worden ist?

Gehen aus den Samen normal geschlechtlicher, bulbillenfreier Formen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung (unter Ausschluß von Kreuzung) immer wieder bulbillenfreie Individuen hervor?

Können bulbillenfreie Individuen durch Änderung der Kulturbedingungen zur Bulbillenbildung veranlaßt werden?

Ist es möglich, durch Bestäubung der *P. alpina f. fructifera* mit Pollen anderer *Poa*-Arten, eventuell auch nächstverwandter Gattungen experimentell eine neue sterile und vivipare Form zu erzeugen?

Von besonderem Interesse wird die Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse der *P. alpina f. intermedia*[1]) sein, in deren Blüten-

*alpina* selbst „in den klimatischen Verhältnissen ein äußeres Agens zu vermuten, das eine eigenartige innere Disposition zu dem exzeptionellen Verhalten der Pflanze geschaffen haben könnte." Ernährungseinflüsse sind, wie aus unserer Literaturbesprechung hervorgeht, auch von anderer Seite als Ursache der Viviparie geltend gemacht worden und neuestens hat Kinzel (1916, S. 286) wieder den Gedanken ausgesprochen und zu begründen versucht, daß es sich beim Auftreten der Viviparie wie bei anderen üppigen Umbildungen von Grasähren „um Wachstumsstörungen handeln muß, die sowohl in einer Überernährung, wie in mannigfachen anderen, das normale Wachstum behindernden und damit Ernährungsstörungen bewirkenden Ursachen ihren Grund haben können."

[1]) Exemplare der *P. alpina f. intermedia* haben jedenfalls auch Hunger in seinem Untersuchungsmateriale von Weißenstein am Albulapaß (Graubünden) vorgelegen. Er fand an einzelnen Individuen, in deren Inflorescenzen bei mehr als der Hälfte der Ährchen die Bulbillenbildung gehemmt war, fast in jedem Ährchen die Samenknospen der untersten Blüte und einige Male auch die der zweiten,

ständen samenbildende und Bulbillen erzeugende Ährchen zugleich vorkommen. Angaben über die Nachkommenschaft der aus den Samen und Bulbillen der *f. intermedia* hervorgehenden Pflanzen scheinen zurzeit noch völlig zu fehlen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich bei derselben, ähnlich wie bei einzelnen Formen von Agaven, gewissermaßen um Parallelfälle zu den teilweise apogamen *Marsilia-*, den *Hieracium-* und *Thalictrum*-Arten handeln könnte. Entsprechend den in unserer Diskussion der Erblichkeitsverhältnisse von Marsilien (vgl. S. 259) angegebenen Möglichkeiten wäre auch für diese teilweise viviparen Formen denkbar, daß die Nachkommenschaft aus ihren Bulbillen wiederum nur aus bulbillentragenden Exemplaren bestehen würde, während für die durch Befruchtung gewonnenen Samen vorderhand wieder die Möglichkeiten der Entstehung von intermediären Formen allein, wie auch neuer intermediärer Formen nebst reiner *fructifera* und reiner *bulbifera*, offen gehalten werden müßten.

Cytologische Verhältnisse: Wichtige Aufschlüsse über den Ursprung der beiden in der Fortpflanzung verschiedenen Formen von *P. alpina* sind von deren eingehender Untersuchung in cytologischer Richtung, vor allem von der Feststellung der Chromosomenzahl, dann auch von der vergleichenden Untersuchung der Pollen- und Embryosackentwicklung bei typischen *fructifera-*, *intermedia-* und *bulbifera*-Formen zu erwarten.

Unterschiede in der Chromosomenzahl der vegetativen Organe der beiden Hauptformen wären möglich, sind aber (vgl. die Ausführungen über die Entstehung der apogamen *Chara crinita* sowie die Diskussion über die Chromosomenzahlen von apogamen Angiospermen und ihrer geschlechtlichen Verwandten) nicht durchaus notwendig. Ähnlich wie alle bisher bekannt gewordenen Beispiele apogamer Pflanzen aus der Bastardierung zwischen gleichchromosomigen Eltern ihren Ursprung genommen haben können, wäre Gleiches auch bei obligat apomiktischen, bulbillentragenden Formen möglich. Es würde dies wieder der Feststellung von Tischler (1915) entsprechen, daß auch unter den sterilen Bastarden Produkte der

unzweifelhaft infolge des Befruchtungsreizes, weiter entwickelt. Auf ein und demselben Individuum waren jedoch die Samen auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung stehen geblieben. In einigen schien trotz erfolgter Befruchtung und weiteren Wachstums der Samenknospe das Ei nicht zur Teilung angeregt zu sein. Indessen wurden auch vollständig reife Samen mit wohl ausgebildetem Embryo und Endosperm gefunden. Auch kräftig sprossende Exemplare wiesen vollständig reife Samen auf. Da in einer uneröffnet gebliebenen Blüte neben den entleerten Antheren der Staubblätter ein halbreifer Same gesehen wurde, ist an dieser Form offenbar auch Selbstbefruchtung möglich. Hunger stand nur Spiritusmaterial zur Verfügung, die Keimfähigkeit dieser Samen konnte also nicht geprüft werden.

Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Eltern viel seltener sind als zwischen gleichchromosomigen.

Von Interesse wird auch das weitere Studium der Verkümmerungsformen der Blüten und ihrer einzelnen Organe an der bulbillentragenden Form sein. Vor allem aber müßte die vergleichende

Fig. 144. Längsschnitte durch Ährchen von *Poa alpina fructifera* und *vivipara*. *1* P. alpina fructifera-Ährchen mit 5 wohlausgebildeten Blütchen und Vegetationspunkt; *2* vivipares Ährchen mit einer Blüte und vegetativer Knospe; *3* vivipares Ährchen mit 2 Blütenanlagen und Vegetationsknospe. Nach Exo (1916, Fig. 1—3, S. 7—8).

Untersuchung der Reduktions- und Tetradenteilung der drei genannten Formen ergeben, ob in den Blüten der viviparen *Poa alpina*, wie bei natürlichen und experimentell erzeugten sterilen Artbastarden, die Ausbildung normaler Fortpflanzungszellen ebenfalls an der Unmöglichkeit einer normalen Durchführung der Sporenbildung schei-

tert. Sind die ausschließlich viviparen Pflanzen wirklich sterile Artbastarde, so werden ihre Blüten alle diejenigen Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Reduktions- und Tetradenteilung aufweisen, mit denen wir uns S. 286 u. f. beschäftigt haben.

Experimentelle wie cytologische Untersuchungen müssen, um zu einwandfreien Resultaten führen zu können, von einzelnen Stöcken, oder noch besser direkt von einer Nachkommenschaft ausgehen, die aus Bulbillen der reinen *f. vivipara,* aus Samen der *f. fructifera* sowie aus Samen und Bulbillen der *f. intermedia* unter Kontrolle herangezogen wurde.

## B. Bastardierung als Ursache des Geschlechtsverlustes bei Moosen und polymorphen Thallophyten.

Fälle völligen Verlustes der geschlechtlichen Fortpflanzung sind nicht nur unter den Blütenpflanzen häufig, sondern kommen auch unter den niederen Pflanzen vor. Auch hier zeichnen sich vielfach geschlechtslose Formen vor ihren sexuellen Verwandten durch ungewöhnlich üppige vegetative Entwicklung aus.

Vegetative Vermehrung durch Brutknospen an Prothallien, Bulbillen usw. an Blättern des Sporophyten spielt bekanntlich bei den Farnen eine große Rolle und es hat sich gezeigt, daß solche Bildungen auch bei apogamen und aposporen Formen verbreitet sind. Dagegen scheinen keine Farne zu existieren, welche die Ausbildung der Sporangien völlig eingebüßt haben; ebensowenig solche, die nur in einer der beiden Generationen vorkommen. Formen ohne jede Spur ihrer früheren geschlechtlichen Fortpflanzung finden sich dagegen bei den Moosen, Algen und Pilzen. Einige Beispiele aus diesen Abteilungen des Pflanzenreichs sollen dies belegen.

### 1. Moose mit ausschließlich vegetativer Vermehrung.

Völlig „sterile“ Laubmoose, d. h. Formen ohne ausgebildete Kapseln, sind allgemein bekannt. Ihre Sterilität ist seit langem mit der Art der Geschlechterverteilung in Verbindung gebracht worden. So schrieb Braun (1859, S. 201): „Bei allen bekannten Beispielen von Moosen, welche sehr selten fruktifizieren, trägt Diözie in Verbindung mit der Seltenheit des Vorkommens männlicher Pflanzen die Schuld der Unfruchtbarkeit; daher findet man fruchttragende Exemplare nur da, wo männliche in der Nähe sind oder umgekehrt männliche nur zwischen fruchttragenden.“ Auch de Bary (1878, S. 482) sah wenigstens für eine Anzahl der sich ausschließlich vegetativ vermehrenden Moose den Grund dafür in ihrer Diözie und ungünstiger örtlicher Verteilung der beiden Geschlechter. Für andere hielt er die Angaben über Vorhandensein und Qualität der Sexualorgane für unsicher. Als Beispiele sicheren Verlustes der geschlechtlichen Fort-

pflanzung bei Moosen führte de Bary *Barbula papillosa Wils.* und *Ulota phyllantha Brid.* an. „Erstere allverbreitete Pflanze, welche sich durch ihre zahlreichen blattbürtigen Bulbillen reproduziert, wird zwar von manchen Bryologen diözisch genannt, tatsächlich kennt man aber von ihr weder Sexualorgane noch Früchte.“ Dasselbe gilt nach ihm auch für die auf den Blättern Bulbillen erzeugende *Ulota phyllantha*, mit der Einschränkung, daß bei dieser nach der Feststellung von W. P. Schimper zuweilen Antheridien vorkommen. Daß auch hier ein Verlust und nicht ein unterbliebener Erwerb der geschlechtlichen Zeugung vorliegt, schien schon de Bary keines weiteren Nachweises mehr zu bedürfen.

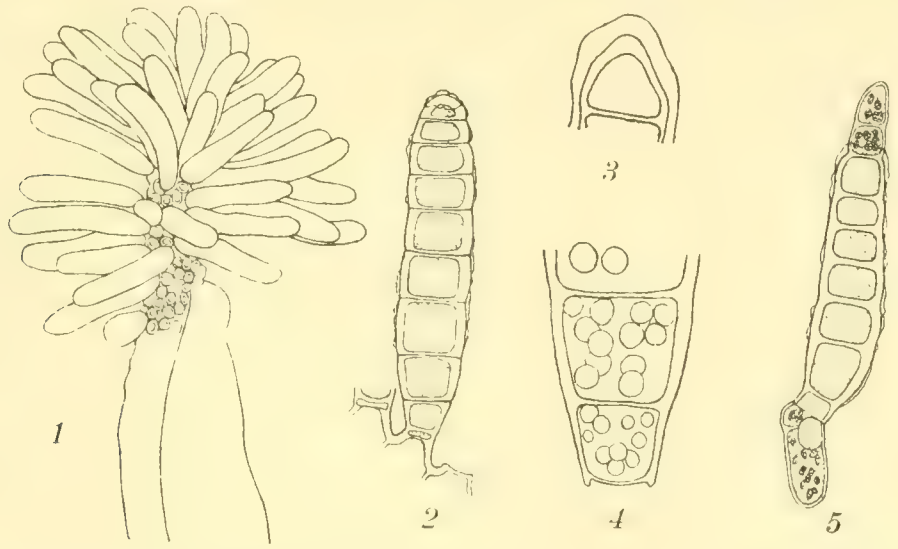



Fig. 145. Brutkörperbildung bei *Ulota phyllantha*. *1* Blattspitze mit festsitzenden und den Narben von abgefallenen Brutkörpern; *2* festsitzender Brutkörper; *3* Spitze, *4* Basis eines Brutkörpers; *5* auskeimender Brutkörper mit Keimschläuchen aus Basal- und Spitzenzelle. Nach Correns (1899, Fig. 75, S. 124).

Nur selten fruktifizierende und ebenso völlig sterile Laubmoose sind nach neueren Befunden recht häufig. Ich kann mich auf die Anführung einer Zusammenstellung solcher Formen aus den Gebieten Deutschlands, Österreichs und der Schweiz beschränken. In seiner Besprechung der Fortpflanzungsverhältnisse der nach Limpricht und Schimper in diesen Gebieten vorkommenden 915 Arten von Laubmoosen hat Correns (1899, S. 434) unter den diözischen Arten nicht weniger als 52 mitgezählt, von denen nur ein Geschlecht bekannt war, oder für welche völlige Sterilität angegeben worden war. Es sind dies 6 Arten, die nur steril ♂, 29 die nur steril ♀ sind und 17 Arten, die überhaupt (auch außerhalb der von Limprichts Flora berücksichtigten Gebiete) nur völlig steril bekannt sind.

Die von Correns gegebene Aufzählung der Brutorgane besitzenden Laubmoosarten dieser Flora zeigt ferner, daß von ihren 915 Arten 110 (12%) mehr oder weniger weit angepaßte Brutorgane

besitzen. Darunter waren drei zwitterige Arten (2,7 % aller Brutorgane bildenden Arten), 12 (10,9 %) einhäusige, 95 (86,4 %) zweihäusige Arten. Von den insgesamt 48 zwittrigen Arten des Gebietes tragen 3 (6 %) Brutorgane, von 354 einhäusigen 12 (3,4 %) und von den insgesamt 500 zweihäusigen Arten 95 (19 %). Unter den hierbei eingerechneten nur steril ♂ bekannten 6 Arten besitzt eine Brutkörper, von den 29 nur steril ♀ bekannten haben 7 (24 %) Brutorgane und von den 17 nur völlig steril bekannten deren 6 (35 %)[1]). In dem Grade also, in dem die Wahrscheinlichkeit für das Eintreten der Befruchtung abnimmt, nimmt nach dieser Liste die Häufigkeit des Auftretens von Brutorganen zu. Da die zwittrigen Arten (vgl. S. 193) aber eine bedeutend größere Prozentzahl stellen als die einhäusigen, ist ersichtlich, daß die Blütenverhältnisse für das Vorkommen vegetativer Vermehrungsorgane nicht allein maßgebend sein können. Correns kommt daher nach einer eingehenden Besprechung der Bedingungen, welche Einfluß auf die Bildung der Brutkörper besitzen oder besitzen könnten, zum Ergebnis, daß die Fähigkeit, Brutorgane zu produzieren eine selbständige, von anderen Eigenschaften unabhängige Eigenschaft einzelner Arten, Gattungen und Familien sei. Ein Antagonismus zwischen sexueller und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist seiner Ansicht nach auch bei den Moosen, obschon sie sich durch eine viel reichere ungeschlechtliche Fortpflanzung auszeichnen als alle anderen höheren Pflanzen, nicht vorhanden.

Würden direkte Beziehungen zwischen dem Ausfall der geschlechtlichen Fortpflanzung und dem Auftreten vegetativer Vermehrung bestehen, so wäre zu erwarten, daß alle völlig sterilen oder nur in einem Geschlecht vorkommenden Arten vegetative Vermehrungsorgane aufweisen. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Vielmehr erzeugen von den insgesamt 52 nicht zur sexuellen Fortpflanzung befähigten Moosarten nur deren 14 Brutkörper. Die Ausbildung vegetativer Vermehrungsorgane kann also bei diesen Moosen sicher nicht die Ursache des Geschlechtsverlustes sein. Diese muß vielmehr anderswo gesucht werden.

Es wäre nun möglich, daß sich unter den nur in einem Geschlecht

[1]) Die gänzlich sterilen und die nur ♂ oder ♀ vorhandenen Arten, welche Brutorgane besitzen, sind:

*Ditrichum zonatum* (völlig steril), *Didymodon cordatus* (nur steril ♀), *Leptodontium styriacum* (nur steril ♀), *Trichostomum Warnstorfii* (nur ♂), *Tortula papillosa* (nur steril ♀), *Tortula pagorum* (nur steril ♀), *Grimmia anomala* (völlig steril), *Grimmia torquata* (nur steril ♀), *Gr. andreaeoides* (nur steril ♀), *Ulota phyllantha* (nur steril ♀), *Anomobryum concinnatum* (nur steril ♀), *Webera Payoti* (nur steril ♀), *Bryum Geheebii* (völlig steril), *Bryum Gerwigii* (völlig steril), *Philonotis laxa* und *Phil. caespitosa* (völlig steril), *Orthothecium strictum* (steril ♀), *Brachythecium rutabulum var. viviparum* (steril, einhäusig?), *Plagiothecium subdenticulatum* (steril, zweihäusig).

vorkommenden und unter den völlig sterilen Moosformen ebenfalls Bastarde vorfinden, die zur geschlechtlichen Fortpflanzung nicht fähig sind und sich gleichsam als ausdauernde $F_1$-Gametophyt-Generation durch Brutorgane oder Fragmentation des Thallus erhalten und vermehren. Vergleichende cytologische Untersuchungen solcher Formen und der verwandten sexuellen Arten, sowie Kulturversuche werden auch hier zunächst die zur weiteren Fragestellung notwendige Aufklärung schaffen.

## 2. Morphologisch hochdifferenzierte Algen mit ausschließlicher Fortpflanzung durch Propagation.

Eine ganze Anzahl von Verwandtschaftskreisen unter den Algen zeigen schöne Übergangsreihen von isogamer geschlechtlicher Fortpflanzung niederer Formen zur ausgeprägten Oogamie höherer Formen. Es ist daher auffallend, daß in anderen Verwandtschaftskreisen vegetativ hochentwickelten Formen jede geschlechtliche Fortpflanzung fehlt, obschon deren einfachste Formen geschlechtlich sind und zwar zum Teil sogar typische Oogamie aufweisen. Es möge genügen, hier an eine besonders auffallende Gruppe unter den Grünalgen, die marinen Siphoneen, zu erinnern.

### a) Die Formenbildung in der Gattung Caulerpa.

Bei verschiedenen Arten der Gattung *Bryopsis* ist geschlechtliche Fortpflanzung durch Gameten nachgewiesen worden. Diese werden entweder in besonderen, von den vegetativen Teilen abgegrenzten Gametangien oder, nach Umlagerung des Plasmas, in den seitlichen Fiederästen des Thallus selbst erzeugt. Bei den Arten der im vegetativen Aufbau *Bryopsis* nahestehenden Gattung *Derbesia* findet die Vermehrung, soweit wir wissen, durch ungeschlechtliche Schwärmer statt, und die Arten der formenreichsten Gattung *Caulerpa* sind, wie fast allgemein angenommen wird, völlig auf Prolifikation und Fragmentation des Thallus angewiesen. Abgelöste Thallusstücke haben die Fähigkeit, die Trennungsflächen zu schließen und die verschiedenen Organe der Pflanze, Rhizoiden, Ausläufer und Assimilatoren, neu zu erzeugen, also die ganze Pflanze durch Regeneration zu erneuern.

Nach Fortpflanzungsorganen ist bei den Caulerpen schon von einer ganzen Anzahl von Forschern vergeblich gesucht worden. So ist im besonderen Reinke an das Studium der Caulerpen wie an dasjenige der Laminariaceen herangetreten in der Hoffnung, „bei der Durchmusterung von Tausenden von Exemplaren der verschiedenen Arten irgend einmal Fortpflanzungsorgane zu finden, zumal sie in anderen Siphoneengattungen, wie *Bryopsis*, sowohl als ungeschlechtliche wie als geschlechtlich differenzierte Schwärm-

sporen vorkommen. Doch alles Suchen war vergeblich". Auch zurzeit ist für *Caulerpa* noch keine andere Fortpflanzung sicher bekannt als diejenige durch vegetative Teilung, der Bildung adventiver Vegetationspunkte an abgerissenen Stücken älterer Pflanzen, wie dies im besonderen an der *Caulerpa prolifera* des Mittelmeeres so häufig zu sehen und auch vielfach studiert und beschrieben worden ist.

Zurzeit werden etwa 60 *Caulerpa*-Arten unterschieden, die streng erblich sein sollen und die, wie Reinke (1915, S. 343) schreibt, „in morphologischer Hinsicht eine solche Mannigfaltigkeit bilden, daß der Laie

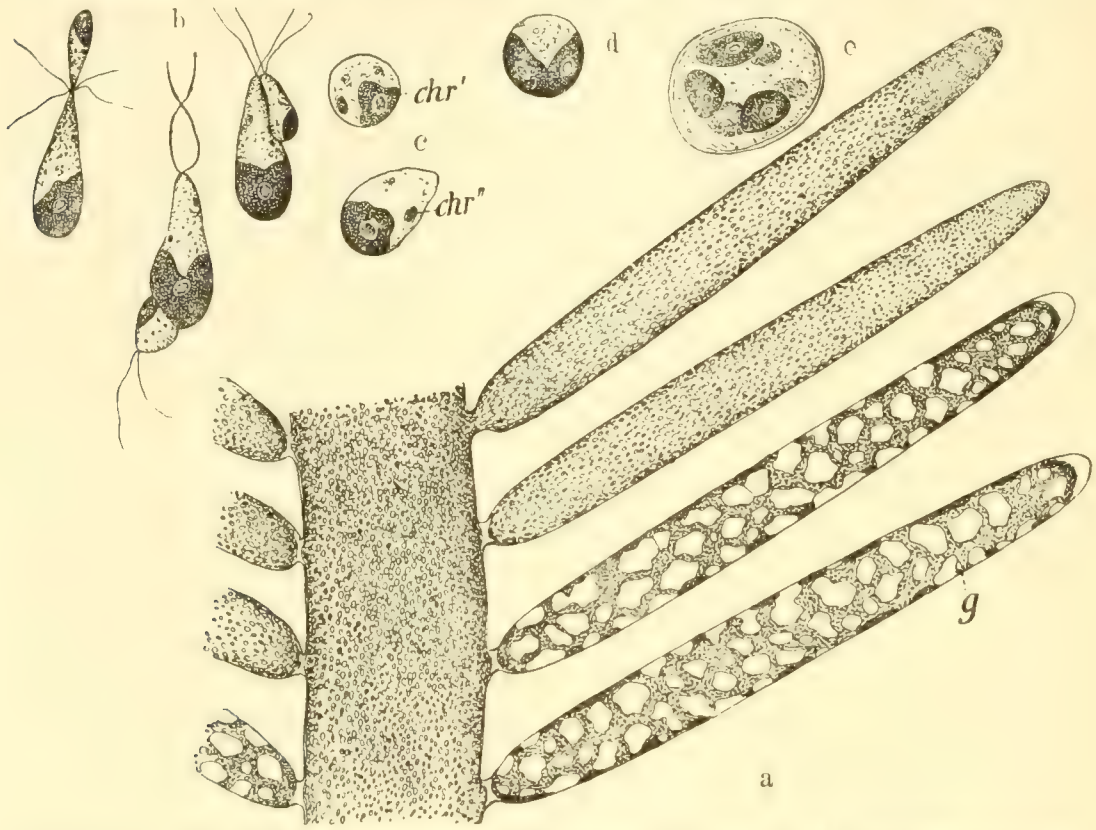



Fig. 146. Gametangium- und Gametenbildung bei *Bryopsis cupressoides*. *a* drei Fiedern (zwei rechts, ein angeschnittenes links) des dargestellten Sproßstückes sind in fast reife Gametangien umgewandelt, sie zeichnen sich vor den vegetativen Fiedern durch die netzförmige Kontraktion ihres plasmatischen Inhaltes aus; *b* Kopulation von Mikro- und Makrogameten; *c* Zygoten kurz nach der Verschmelzung; *chr'* = Chromatophor der Makrogamete, *chr''* = Chromatophor der Mikrogamete; *d* Zygote nach Verdoppelung des sich erhaltenden weiblichen Chromatophors; *e* Keimung einer Zygote. Nach Oltmanns (1904, I. S. 305, Fig. 190, 1, 4, 5, 5a und 6).

schwerlich daran denken würde, alle diese reizenden Gewächse seien Arten einer Gattung". Agardh hat diese Arten in verschiedene Sektionen (*Vaucherioideae, Charoideae, Bryoideae, Filicoideae, Lycopodioideae, Araucarioideae, Hippuroideae, Sedoideae* usw.) eingeordnet, deren Namen die charakteristischen Formen der betreffenden Artengruppe und zugleich deren habituelle Ähnlichkeit mit anderen Pflanzengruppen andeuten. Die Abgrenzung der einzelnen Arten

ist allerdings bei dem Mangel besonderer Fortpflanzungsorgane und bei der großen Variabilität der Pflanzen außerordentlich schwierig und stark dem Belieben und systematischen Empfinden des einzelnen Forschers anheimgestellt. So schreibt auch A. Weber van Bosse (1898, S. 245): „La question sur la valeur des espèces chez les caulerpes est ouverte à de grandes controverses, et cette question est d'autant plus difficile à résoudre puisque le thalle à structure continue de ces algues, subit une grande influence du milieu où il pousse, et que la même plante adopte en outre des formes souvent très diverses, sans qu'on puisse trouver une raison quelconque pour expliquer l'apparition de formes si variées au même stolon".

Über Ursache und Zustandekommen der weitgehenden Polymorphie dieser Gattung, über die Entstehung

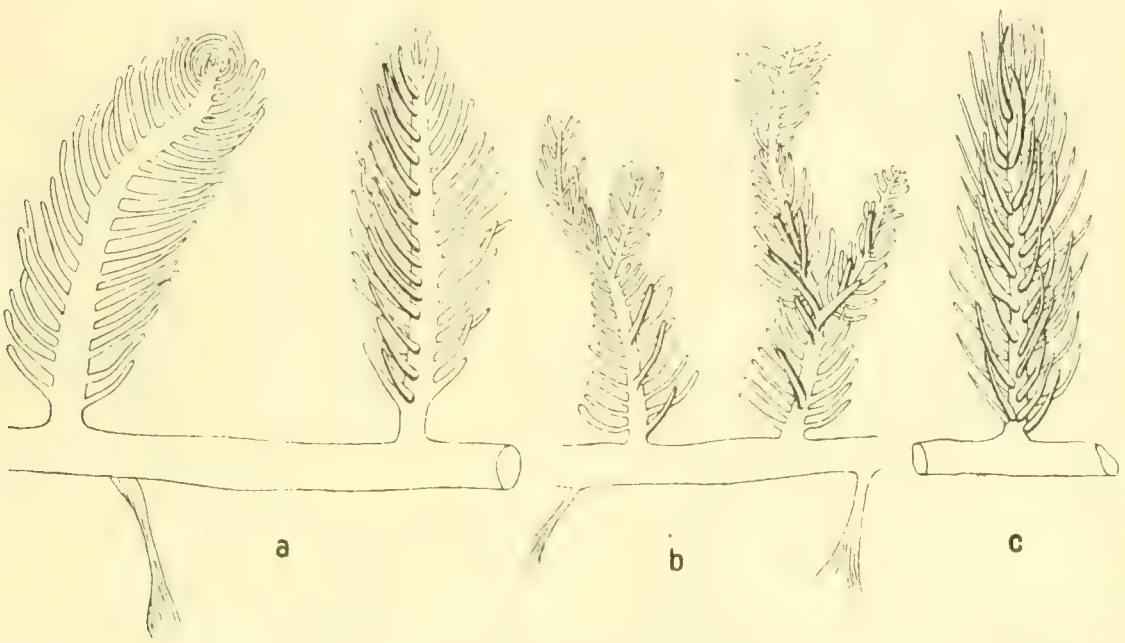



Fig. 147. Formen von *Caulerpa plumaris f. Farlowi* mit 2, 3 und vielreihiger Anordnung der Fiederchen. Nach A. Weber van Bosse (1898, Taf. 24, Fig. 4—6).

ihrer einzelnen Arten ist zurzeit noch nichts bekannt. Reinke nimmt neuerdings (1915, S. 343) an, daß sie durch Allogonie, d. h. Mutationsvorgänge entstanden seien und daß, sofern die Caulerpen sich nie anders fortgepflanzt hätten als in der Gegenwart, jene Allogonie nur in Knospenvariationen bestanden haben könne. Als Beleg für diese Ansicht führt er an, daß Knospenmutation auch wirklich bei einer *Caulerpa* beobachtet worden sei und verweist auf ein von A. Weber van Bosse beschriebenes Exemplar von *Caulerpa plumaris* (vgl. Fig. 147a), dessen Rhizom an Stelle der gewöhnlichen, typisch zweizeilig gefiederten, aufrechten Assimilatoren ein dreiteiliger Assimilator entsproßte. Nach der Annahme von Reinke kann bei dem Vorkommen der

Caulerpen eine solche Stockvariation wohl nur auf „inneren Ursachen“ beruhen. „Bei der Entstehung des Vegetationspunktes, der den dreizeiligen Assimilator von *Caulerpa plumaris* aufbaute, muß doch wohl schon eine Genenveränderung stattgefunden haben, und darnach wäre wahrscheinlich, daß der dreizeilige Assimilator wenigstens potenziell befähigt war, eine neue, dreizeilige Rasse der *C. plumaris* ins Leben zu rufen“.

Mir scheint nun, daß auch für *Caulerpa* und einige andere Gruppen vielgestaltiger „geschlechtsloser“ Schlauchalgen ernstlich die Möglichkeit zu prüfen sei, ob nicht ein Teil ihrer Formenbildung durch Bastardierungen in der Aszendenz verursacht worden sein könnte. Unter dieser Voraussetzung wären auch hier wieder mit der Sterilität von Bastarden üppige vegetative Entwicklung und reiche vegetative Vermehrung verbunden. Bessere Anpassung der luxurierenden Bastarde an die äußeren Faktoren hätte allmählich zur völligen oder doch lokalen Verdrängung der sexuellen Stammformen geführt. Der Annahme solcher Bastardierungsvorgänge scheint entgegenzustehen, daß bis jetzt fast ganz allgemein für die Caulerpen ein völliges Fehlen geschlechtlicher Fortpflanzung — und damit natürlich auch der Möglichkeit von Kreuzungen — angenommen worden ist. Bewiesen aber ist dieses Fehlen der sexuellen Fortpflanzung keineswegs und ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß vielleicht doch noch einzelnen *Caulerpa*-Arten oder lokalen Populationen von solchen die Fähigkeit einer Fortpflanzung durch Schwärmsporen oder Gameten erhalten geblieben ist. Auch die Vertreter der vegetativ üppig entwickelten Laminariaceen, bei denen ebenfalls lange Zeit nur ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Schwärmsporen und Vermehrung

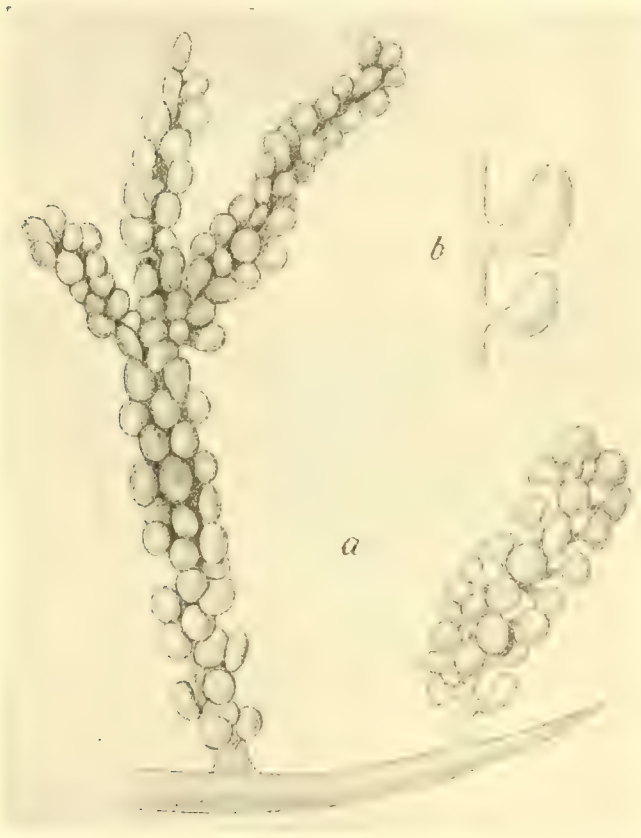



Fig. 148. *Caulerpa racemosa var. uvifera.* *a* Thallusstück mit zwei Assimilatoren in natürlicher Größe, *b* zwei beerenförmige Seitenglieder, schwach vergrößert. Nach A. Weber van Bosse (1898, Taf. 33, Fig. 6 und 6a).

durch Thallus-Fragmentation bekannt war und an denen bis in die neueste Zeit (vgl. Reinke, 1915, S. 342) keine Spur von Sexualorganen gefunden wurde, sind ja nicht geschlechtslos[1]). Außer diesem Analogieschlusse liegen auch direkte Beobachtungen vor, aus denen sich die Möglichkeit einer Schwärmer- oder Gametenbildung bei einzelnen Caulerpen ergibt.

Bei einem kurzen Besuche der Korallenriffe der vor Tandjong Priok (Java) liegenden Insel Edam fand ich 1906 unter anderen Siphoneen auch einige Stöcke von *Caulerpa racemosa var. uvifera*, an deren traubenförmig gegliederten Assimilatoren zum Teil schon

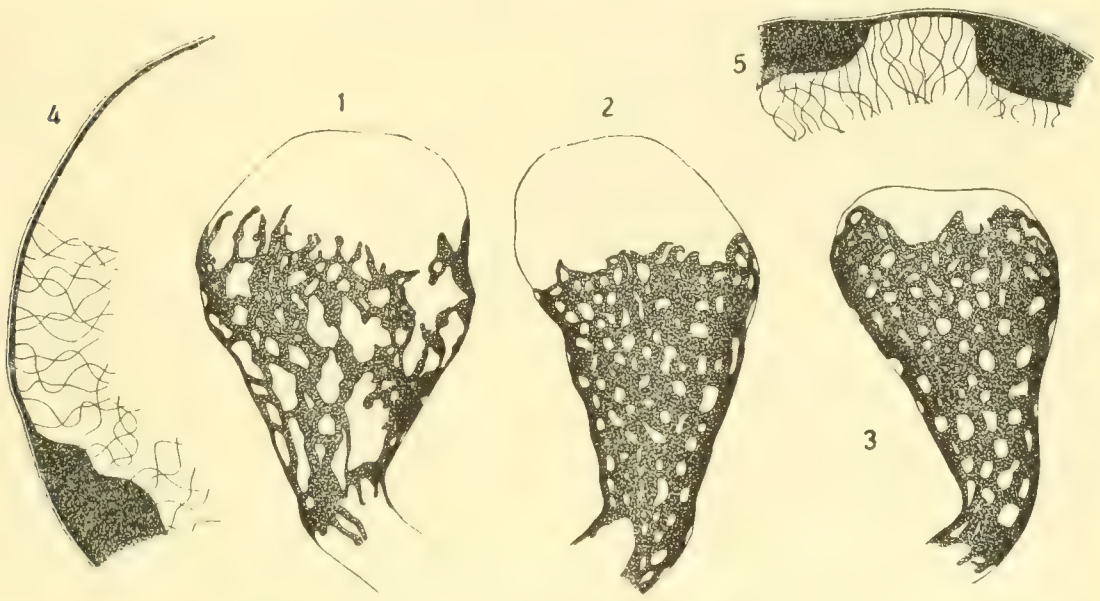



Fig. 149. Bildung netzförmig angeordneter Plasmaansammlungen in den blasigen Assimilatoren von *Caulerpa racemosa*. *1—3* verschiedene Stadien aus der von der Basis nach dem Scheitel allmählich sich ausbreitenden Kontraktion des Protoplasmawandbelages; Vergr. 5/1. *4* Längsschnitt durch den Scheitel eines Assimilators mit noch dünnem, nach unten hin anschwellendem Wandbelag. *5* Stück eines Querschnittes durch die Zone der netzförmig angeordneten Plasmastränge. In *4* und *5* sind auch die von der Seitenwand ausgehenden Zellulosebalken eingezeichnet; Vergr. 55/1.

von bloßem Auge, besser mit der Lupe, eine ähnliche Anordnung des chlorophyllhaltigen Plasmas in dichten, netz-

[1]) Im Dezember 1915 hat Sauvageau die überraschende Mitteilung gemacht, daß er bei einem Vertreter dieses Verwandtschaftskreises, *Saccorhiza bulbosa*, oogame Fortpflanzung in Verbindung mit Generationswechsel festgestellt habe. Seine weiteren Untersuchungen (1916a und b) haben dieses Ergebnis nicht nur bestätigt, sondern auch gezeigt, daß diese Fortpflanzungsart auch anderen Vertretern der Familie, z. B. *Laminaria flexicaulis (L. digitata), L. saccharina* und *Alaria esculenta* zukommt. (Vgl. auch F. Péchoutre, La sexualité hétérogamique des Laminaires et la reproduction chez les Algues phéosporées 1916). Nachuntersuchungen von Kylin (1916b) und Kuckuck (1917) haben die Richtigkeit der Angaben von Sauvageau, wie bei der Kompetenz dieses bewährten Forschers nicht anders zu erwarten war, durchaus bestätigt.

förmig verlaufenden Strängen wahrnehmbar war, wie sie in den Fiederchen der *Bryopsis*-Arten bei der Vorbereitung zur Gametenbildung unter dem Mikroskop wahrgenommen werden kann. Nach dem an Ort und Stelle fixierten Material ist Fig. 149 entworfen worden. Leider war es mir nicht möglich, später nochmals zur näheren Verfolgung des Verlaufes und der Bedeutung dieser Strukturänderung nach Edam zurückzukehren. Meine Beobachtung ist aber, wie sich mir seither aus der Literatur ergeben

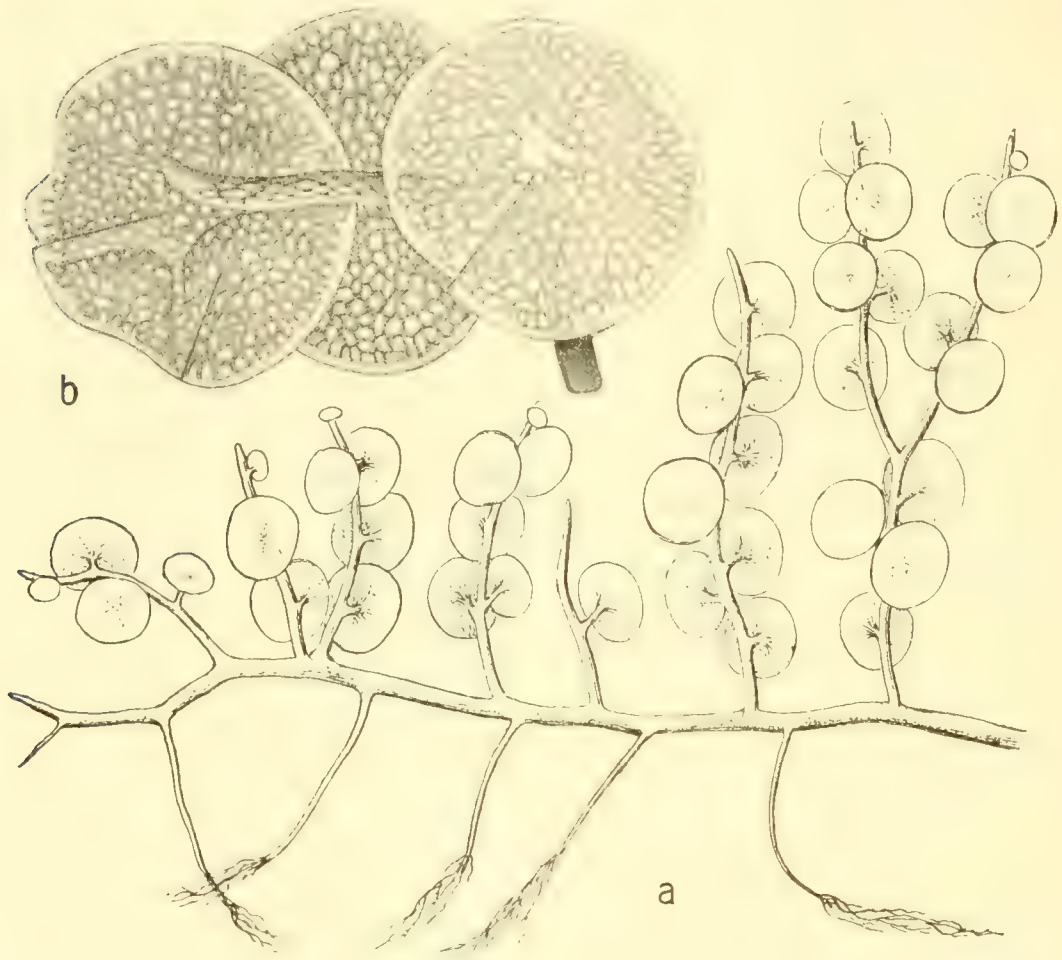



Fig. 150. *a* Habitusbild von *Caulerpa peltata var. macrodisca.* Nach Reinke, aus Oltmanns (1904, I. S. 310, Fig. 192, 6), *b* drei Assimilatoren mit netzförmiger Verteilung des Protoplasmas. Vergr. $1^1/_2$. Nach Weber van Bosse (1898, Taf. 31, Fig. 10).

hat, nicht vereinzelt. A. Weber van Bosse hat, wie sie an mehreren Stellen ihrer Monographie von Caulerpa mitteilt, ganz ähnliche Wahrnehmungen gemacht und ebenfalls die Möglichkeit einer Gametenbildung einzelner Caulerpen diskutiert. So beschreibt sie solche Strukturen nach einem frischen Funde von *Caulerpa peltata var. macrodisca (C. macrodisca Ag.):* „La couleur des ramules, en sortant de l'eau, était d'un vert-gris, mais quelques disques frappaient l'oeil par une disposition en réseau du protoplasme. Les mailles de

ce réseau étaient colorées par les chromatophores, les interstices étaient incolores. La plante qui portait ces ramules, fut immédiatement mise dans de l'alcool et examinée plus tard. La disposition du protoplasme (vgl. Fig. 150b) rappelait l'aspect que revêt le *Botrydium granulosum*, avant l'apparition des spores." Sie erwähnt weiter, daß die einzelnen Zweige dieser Pflanze auf der Mitte ihrer Oberseite je drei mikroskopisch feine, hyaline haarähnliche Fortsätze trugen und ähnliche, aber im Kreise gestellte Fortsätze um die Unterseite der Ansatzstelle vorhanden waren, während an den Zweigen aller anderen Pflanzen solche Fortsätze vollkommen fehlten. Bei Annahme einer Gameten- oder Sporenbildung könnte es sich hier also um besondere Austrittsstellen handeln, etwa vergleichbar den papillenähnlichen Fortsätzen, welche an den reifenden Antheridien einzelner *Vaucheria*-Arten in Ein- oder Mehrzahl gebildet werden.

Eine ähnliche netzförmige Anordnung des Protoplasmas, aber keine Ausbildung solcher hyaliner Fortsätze fand sie später an Exemplaren von *C. clavifera*. Auch hier erweckte ihr dies den Eindruck, „que cette disposition du protoplasme pouvait être une indication d'une reproduction par spores". An anderer Stelle (l. c. S. 276) erwähnt sie weiter, daß sie an lebendem Material von *C. flagelliformis* eine Beobachtung bestätigen konnte, welche Suhr an getrockneten Exemplaren gemacht hatte, d. h. das Vorkommen von völlig entleerten vorderen Thalluspartien, welche von den basalen durch eine Wand abgetrennt waren. Auch hier mußte sie aber, da ihre weiteren Untersuchungen zu keinen Resultaten führten, dahingestellt lassen, ob das Vorkommen der weißen und entleerten Spitzen als Folge der Bildung und Entleerung von Schwärmern oder Gameten aufzufassen sei. Die Möglichkeit einer solchen Fortpflanzung von *Caulerpa* scheint ihr schließlich noch erhöht durch die Feststellung von Okamura, daß die Pflänzchen von *C. ambigua* immer einzeln erscheinen, ohne jede Spur von Stolonen, eine Art des Wachstums und des Erscheinens, für welche die gewöhnliche Art der Vermehrung durch Fragmentation unwahrscheinlich ist und welche ohne Annahme einer Vermehrung durch Sporen oder Gameten nicht wohl zu erklären sein wird.

Läßt sich also in Zukunft für einzelne Caulerpen, wie nach diesen Befunden zu erwarten ist, wirklich noch Schwärmer- oder Gametenbildung nachweisen, so wird dadurch auch wahrscheinlich gemacht, daß amphimiktische Fortpflanzung in dieser Gattung früher verbreiteter war als jetzt und Kreuzung ursprünglich sexuell sich fortpflanzender Arten wirklich auch zur Bildung steriler Bastarde geführt haben könnte. Ähnlich wie bei der Entstehung der apogamen *Chara crinita* wäre dann auch in der Aszen-

denz der heutigen geschlechtslosen Caulerpen ein Ausbleiben der Reduktionsteilung bei der Keimung von Heterozygoten und damit die Bildung diploider Gametophyten möglich gewesen. Diploidie und heterozygotischer Charakter der Kerne könnten wiederum üppige vegetative Entwicklung, die Vorgänge der Luxuration, ausgelöst haben. Weiter wäre denkbar, daß infolge des Heterozygotismus der Kerne solcher Bastarde die Vorgänge der Gametenbildung mit ihren Kernteilungsvorgängen und Plasmaumlagerungen Störungen und Hemmungen aufweisen, welche eine normale Gametenbildung ausschliessen, dagegen vegetatives Wachstum, Prolifikation und Vermehrung durch Fragmentation sehr wohl gestatten.

Neben Bastardierung oder in Kombination mit derselben könnte auch Dispermie oder Polyspermie bei diesem Verlust der ge-

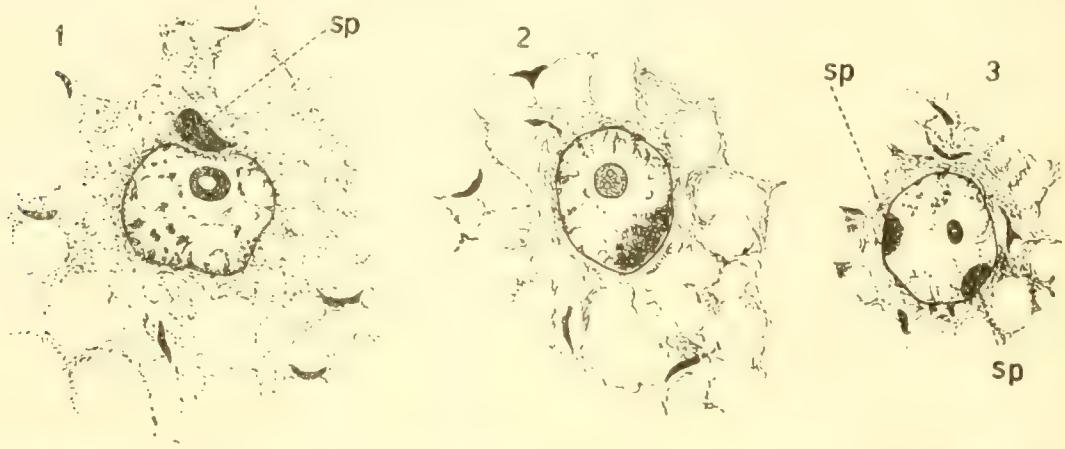



Fig. 151. Normale Befruchtung und Polyspermie bei *Fucus vesiculosus*. *1* Spermakern im Plasma der Eizelle, an der Oberfläche des Eikerns liegend. *2* Zygotenkern aus einer normalen Vereinigung von Eikern und Spermakern. *3* Eikern nach Aufnahme von 2 Spermakernen. Nach Farmer und Williams (1898, Taf. 21, Fig. 20, 22 und 23).

schlechtlichen Fortpflanzung eine Rolle gespielt haben. Sowohl unter den niederen wie unter den höheren Algen sind eine ganze Anzahl von Fällen sicher nachgewiesen worden, in welchen Kopulation von mehr als zwei Gameten beobachtet worden ist. Die Literatur über solche Fälle von Polyspermie bei *Botrydium, Protosiphon, Chlamydomonas, Sphaeroplea, Ectocarpus, Fucus*[1]) usw. ist bei Bonnet (1914, S. 10) nachzusehen. Von besonderem Interesse ist in unserem Zusammenhang der Hinweis darauf, daß von Strasburger (vgl. de Bary und Strasburger 1877) auch bei der marinen Siphonee *Acetabularia* gelegentlich Konjugation von mehr als zwei Gameten festgestellt worden

[1]) Über den von ihnen eingehend studierten Befruchtungsvorgang von *Fucus* schreiben Farmer und Williams (1898, S. 632): „In most cases only one antherozoid succeeds in penetrating the egg, but we have seen, amongst several thousand preparations, three cases of polyspermy in which two antherozoids had effected an entrance."

ist[1]). Über die Ursachen, welche diese mehrfachen Verschmelzungen bedingen und vor allem über das Schicksal der aus denselben hervorgehenden Zygoten ist sozusagen noch nichts bekannt. Die Möglichkeit wäre aber, nach all den für die höheren Pflanzen besprochenen Tatsachen, sicher vorhanden, daß Vereinigung von mehr als zwei Gameten zur Bildung von polyploiden Nachkommen und bei heterogenem Ursprung der betreffenden Gameten auch zum Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung in der Nachkommenschaft führte.

Wie in den anderen besprochenen Verwandtschaftskreisen könnte es sich auch bei den in der Phylogenie der Gattung *Caulerpa* eingetretenen Hybridationen ebensowohl um die Entstehung von patro- und metromorphen Bastarden, wie um intermediäre Formen und solche mit Neukombinationen der elterlichen Merkmale handeln. Wenn irgendwo bei Bastarden, so wäre bei hybriden Siphoneen infolge ihrer besonderen Organisation, des Fehlens eines zellulären Baues und der Einheitlichkeit der zahlreiche Kerne führenden Plasmamasse, Bildung von Mosaikbastarden und Vorkommen vegetativer Spaltungen denkbar. In Verbindung mit nachfolgender Propagation könnten diese wiederum beträchtlich zum gesamten Formenreichtum dieser Gattung beigetragen haben. An solchen, an die verschiedenen Kategorien von Bastarden erinnernden Formen scheint mir nun innerhalb der bekannten Caulerpen kein Mangel zu sein; hält es doch schwer, oder ist es oft ganz unmöglich, die Grenzen der einzelnen Arten genau zu umschreiben. Als Beweis seien zwei Beispiele aus der monographischen Studie von Frau Weber van Bosse angeführt. Die kompetente Algologin hat *Caulerpa scalpelliformis Ag.* und *C. denticulata Dec.* zu einer Art, *C. scalpelliformis* vereinigt, weil, wie sie schreibt, „il m'a été impossible, à cause du grand nombre de

[1]) Bei der Vereinigung von mehr als zwei Gameten ist der einfachste Fall der, daß sich drei Gameten in gleichartiger Richtung aneinander legen; doch sah er auch Komplexe, in welchen zwei Gameten in der gleichen, der dritte in entgegengesetzter Richtung zur Verschmelzung zusammengetreten waren. Ausnahmsweise wurden auch große Zygoten mit bis 5 Zilienpaaren beobachtet, von denen anzunehmen ist, daß sie aus der Vereinigung einer entsprechenden Anzahl von Gameten ihren Ursprung genommen haben. Auch diese polygameten Zygoten sind wie die normalen Zygoten länger beweglich als unverbunden gebliebene Gameten. Sie runden sich schließlich ab, wobei zunächst noch die farblosen Stellen der copulierten Gameten deutlich erkennbar bleiben. Schließlich verschwinden sie wie auch die Zilien, die Zygote wird zu einer grün gefärbten Kugel, an der eine entsprechende Anzahl roter Striche, d. h. die Pigmentflecke der Gameten, noch erkennbar bleiben.

Über das weitere Verhalten dieser polygameten Zygoten fehlen Angaben. Es muß also dahingestellt bleiben, ob der Vereinigung der Gameten auch eine Kernvereinigung nachfolgt, ob also auch tri-, tetra- und pentaploide Zygotenkerne entstehen und vor allem, wie sich diese im Keimungsvorgang, der normalerweise mit einer Reduktionsteilung eingeleitet werden dürfte, verhalten.

formes intermédiaires, de tracer une limite entre ces deux algues". Sie teilt den Formenkreis der früher unterschiedenen beiden Arten in drei Gruppen, *C. scalpelliformis var. typica, intermedia* und *denticulata,* die sich außer in ihrer Gestalt auch durch ihre Verbreitungsgebiete voneinander unterscheiden sollen. *C. scalpelliformis var. typica*

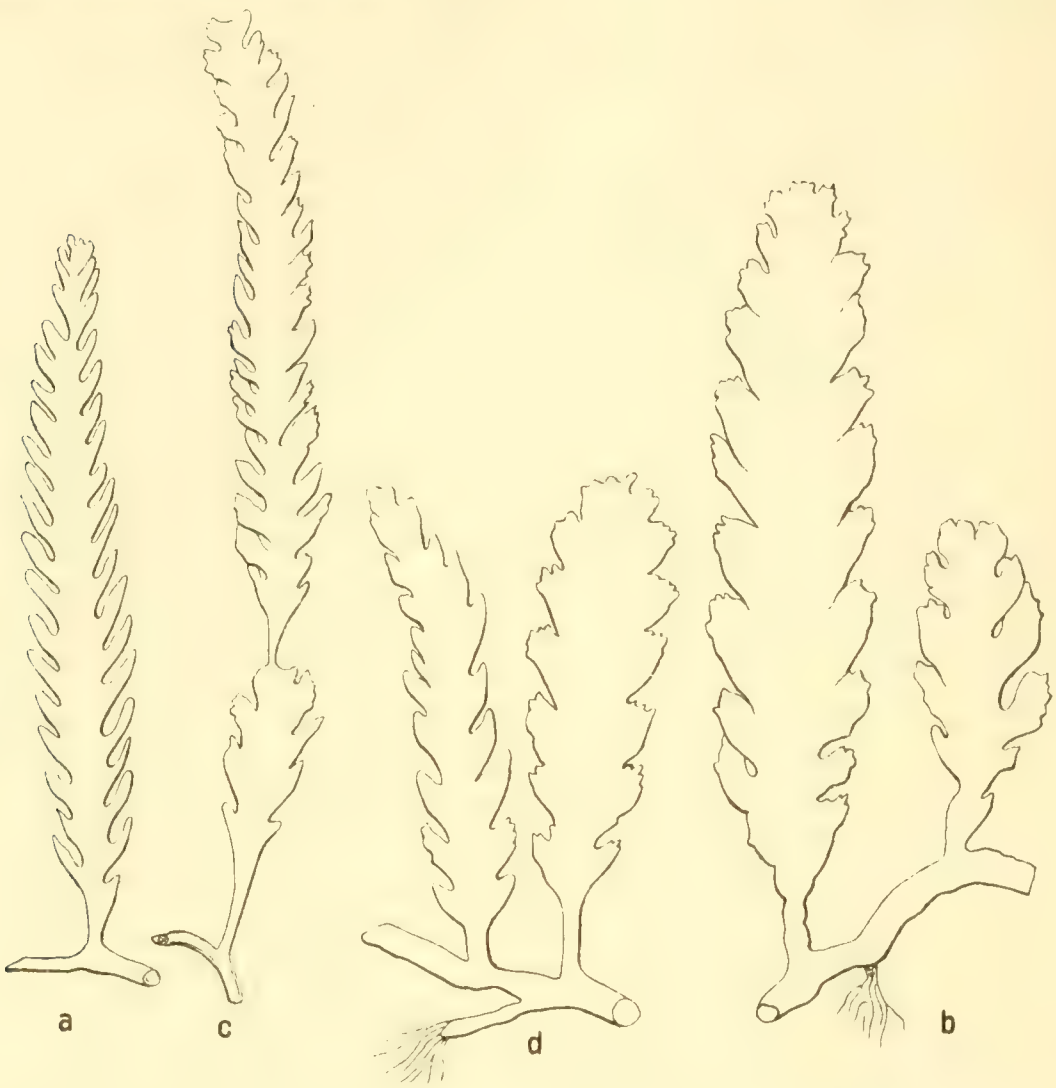



Fig. 152. Verschiedene Formen von *Caulerpa scalpelliformis. a var. typica* (Exemplar von der Südküste Australiens), Fiederchen der Assimilatoren mehr oder weniger alternierend, ganzrandig, am Scheitel gerundet oder zugespitzt; *b var. denticulata* (Exemplar aus dem Roten Meere), Loben stark genähert, Rand derselben auf der Außenseite gezähnt; *c f. intermedia,* Form der Fiederchen wie bei *a* oder *b,* Rand glatt oder gezähnt; *d* Rhizomstück mit je einem der *var. denticulata* und *intermedia* angehörenden Assimilator. Nach A. Weber van Bosse (1898, Taf. 23, Fig. 3, 5, 8, 10).

ist nämlich an den Küsten des südlichen Australien, die *var. intermedia* in der Umgebung der Ceylonischen Inseln, die *var. denticulata* zusammen mit *var. intermedia* dagegen im Roten Meere gefunden worden. Die drei Typen sind in Fig. 152a bis d wiedergegeben. Vorkommen und morphologische Ausbildung der *var. intermedia* stehen ersichtlich der

Annahme hybriden Ursprunges in keiner Weise entgegen. Nur auf dieser Basis scheint mir eine, ebenfalls aus dem Roten Meer stammende Form erklärbar zu sein, welche auf demselben Rhizom einen typischen Assimilator der *var. denticulata* zusammen mit einem der *var. typica* sehr nahekommenden Assimilator der *var. intermedia* trägt, an welchem von insgesamt 19 Fiederchen nur deren zwei gezähnt sind. Ähnliche Vorkommnisse sind bei den Caulerpen nicht allzu selten. Aus den der Weberschen Monographie beigegebenen Figuren allein wären hierfür noch einige weitere Beispiele aufzuführen. Es sei aber nur noch erwähnt, daß das von Reinke besprochene Exemplar von *C. plumaris* einer Formenreihe angehört, welche nach A. Weber van Bosse die in allen tropischen Meeren verbreitete *C. plumaris* mit der im Roten Meere bis Neu-Guinea vorkommenden *C. selago* verbindet. Die in Fig. 147 wiedergegebenen Zeichnungen stellen Thallusstücke einiger Formen der *C. plumaris f. Farlowi* dar, von der Frau Weber ganz besonders annimmt, daß sie Übergangsformen von *C. plumaris* zu *C. selago* enthalte. Sie lassen ersehen, daß diese Formen alle möglichen Übergänge von zweireihig gegenständiger zu alternierender und drei- bis vielreihiger Anordnung der Assimilatoren an demselben Rhizom bilden, und daß dieser Reihe schließlich auch Formen angehören, welche sowohl nach der großen Zahl als nach der Stellung der Fiederchen mit *C. selago* übereinstimmen. Das von Reinke erwähnte Vorkommen eines dreireihig gefiederten Assimilators an einem Rhizom von *C. plumaris*, dessen andere Assimilatoren sich durch typisch zweireihige Anordnung der Fiederchen auszeichnen, ist also nicht vereinzelt und durch die Annahme von Knospenmutation, also progressiver Entwicklung, nicht leicht erklärbar. Das betreffende Individuum gehört einer zwei Arten verbindenden Formenreihe an, deren Existenz durch Annahme von Kreuzung als Ursache besser als durch die Annahme von Knospenmutationen verständlich sein dürfte. Ich möchte nicht bestreiten, daß auch progressive Entwicklung Anteil am Zustandekommen des jetzigen Formenreichtums von *Caulerpa* gehabt haben kann. Aber auch die Bildung solch neuer Formen könnte sehr wohl in Einklang mit unserer Bastardhypothese gebracht werden und in Variation einiger Sätze Reinkes (1915, S. 344) etwa folgendermaßen gedacht werden.

Der hybride Ursprung hat eine Störung des morphologischen Gleichgewichtes dieser Formen zur Folge gehabt, aus der neue stabile Gleichgewichtszustände entspringen können. „Knospenvariationen“ schaffen dann, infolge Fehlens einer sexuellen Fortpflanzung nicht mehr rückgängig zu machende, also erbliche Abänderungen. Ob die ‚Allogonien“ sich dabei in größeren oder in unmerklich kleinen Sprüngen

vollziehen, ist ohne Belang .Kleine Abänderungen haben eine Gliederung der „Art“ in eine Anzahl wenig verschiedener Klone zur Folge. Erhebliche Diskontinuitäten in der Abänderung dagegen würden zur Entstehung von Formen führen, die als „neue Arten“ zu bezeichnen wären.

### b) Geschlechtsverlust und Formenbildung der Udoteae.

In ganz ähnlicher Weise wie bei *Caulerpa* könnte Bastardierung auch bei der Entstehung der vegetativ hoch organisierten Codiaceen Anteil an Formbildung und Geschlechtsverlust haben.

Bei verschiedenen Vertretern der *Codieae,* wie *Codium*- und *Pseudocodium*-Arten, finden wir geschlechtliche Fortpflanzung durch Gameten, während andere zum weiteren Verwandtschaftskreis gehörende Gattungen wahrscheinlich nur noch ungeschlechtliche Schwärmer aufweisen. Bei den *Udoteae* dagegen, vor allem bei den Arten der Gattungen *Penicillus, Aurainvillea, Ripocephalus* und *Udotea* sind typische Fortpflanzungsorgane und Fortpflanzungszellen noch niemals wahrgenommen worden. Bei einzelnen Arten konnten sie (Ernst, 1904, S. 231) auch in der Kultur unter Bedingungen, welche andere Algen zur Fortpflanzung veranlassen, nicht hervorgerufen werden. Es scheinen sich also auch diese Udoteen ganz ähnlich den Caulerpen in der Hauptsache vegetativ durch Prolifikation und Fragmentation des Thallus zu erhalten und zu vermehren. Auch hier wäre es aber verfrüht, einen Geschlechtsverlust für den ganzen Formenkreis annehmen zu wollen. Man wird, wie ich schon 1904 ausführte, „zu einem solchen Schlusse vielmehr erst dann berechtigt sein, wenn auch eine während mehreren aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden ununterbrochen durchgeführte Beobachtung der Pflanzen an ihren natürlichen Standorten und namentlich auch während längerer Zeit wiederholte Versuche, die Fortpflanzung durch Kultur unter, nach den bisherigen Resultaten der Fortpflanzungsphysiologie in bestimmten Richtungen veränderten Lebensbedingungen zu veranlassen, ebenfalls erfolglos geblieben sind“. Daß es sich auch in diesem Formenkreis nicht um primitive, geschlechtslos gebliebene Formen, sondern um sekundären Geschlechtsverlust handeln wird, scheint mir zweifellos zu sein[1]).

[1]) In Arbeiten der Jahre 1902 und 1904 habe ich die Ansicht vertreten, daß die *Vaucheria* ähnliche oogame Siphonee *Dichotomosiphon tuberosus* nicht der Familie der *Vaucheriaceae* einzuordnen sei. Es wurde vorgeschlagen, sie an den Anfang der *Udoteae* zu stellen, mit deren einfachsten Formen (z. B. *Udotea minima* Ernst) sie bemerkenswerte Analogien zeigt, oder sie zum mindesten als Übergangsform zwischen *Vaucheria* und den *Udoteae* zu bezeichnen. Für diese Auffassung sprachen: die Merkmale der aufrechten, niemals wattenbildenden Wachstumsart, die dichotome Gliederung der Schläuche, die Bildung der für die *Udoteae* charakteristischen Membranverdickungen an den Gabelungs- und Einschnürungsstellen der Schläuche, die Bildung von Stärke in den Chloroplasten (im Gegensatz zur Bildung von Fett an der Oberfläche der Chloroplasten bei

Wie für die Caulerpen wäre es wertvoll, neue Untersuchungen zur Festellung der Sexualität von Udoteen nicht nur an der nördlichen Grenze ihres Verbreitungsgebietes, sondern wo möglich an tropischen Standorten, Ceylon, im malayischen Gebiete, oder an den an *Codiaceae* besonders reichen Küsten der großen und kleinen Antillen und von ehemals dänisch Westindien (vgl. z. B. Börgesen 1913) vornehmen zu können. In diesen Hauptzentren ihrer Verbreitungsgebiete wachsen sie unter offenbar optimalen Bedingungen und in diesen Gebieten dürften am ehesten solche Formen zu finden sein, welche auch in der Fortpflanzung noch die ursprünglicheren Verhältnisse dieser Pflanzengruppe aufweisen. Solange solche Untersuchungen fehlen, muß wohl für die *Udoteae* wie für die *Caulerpa*-Arten dahingestellt bleiben, ob überhaupt noch genauere Anhaltspunkte über ihre Entstehung zu gewinnen sind und ob die Möglichkeit zur experimentellen Erforschung ihres Ursprunges wenigstens für einzelne derselben noch gegenwärtig vorhanden ist.

## 3. Über die Möglichkeit des Nachweises von Hybridisation als Ursache des Geschlechtsverlustes bei Pilzen.

Pflanzen mit außerordentlicher Mannigfaltigkeit in der Fortpflanzungssphäre sind bekanntlich die Pilze. Neben Formen mit ausgeprägter geschlechtlicher Fortpflanzung finden sich zahlreiche andere mit reduzierter oder völlig geschwundener Sexualität vor. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Pilze eingehend eintreten zu wollen. Es sei in dieser Hinsicht auf die ausführliche Darstellung von Lotsy (I. 1907), sowie die Zusammenfassungen von Vuillemin (1908), von E. Fischer (1913) und von Guilliermond (1913) hingewiesen. In der letzteren ist speziell eine Gruppierung der verschiedenen Fortpflanzungsmodi versucht worden, welche für unsere neue Fragestellung besonders wertvoll erscheint. Guilliermond hat nämlich die Einteilung der Fortpflanzungsvorgänge bei den Pilzen in die von Hartmann (1909) für Protisten vorgeschlagenen Gruppen der Amphimixis, Automixis und Apomixis mit ihren verschiedenen Unterabteilungen vorgenommen. Dabei werden eine große Anzahl von eigentümlichen

*Vaucheria*). Nach neueren Untersuchungen von Mirande (1913, S. 189) und de Puymaly (1917, S. 124) ist als Beweis für die angenommene Verwandtschaft auch der Chemismus der Zellmembran anzuführen. *Dichotomosiphon tuberosus* weist wie die *Codiaceae* und *Caulerpaceae* in den Membranen Pektinsubstanzen und Callose auf, während die Membran der *Vaucheria*-Arten Pektinsubstanzen und Cellulose enthält. Für die angenommene Verwandtschaft spricht weiter der Umstand, daß nach Virieux (1910, S. 4) eine von Collins aufgestellte weitere *Dichotomosiphon*-Art, der in Amerika vorkommende *Dichotomosiphon pusillus*, auch in seinem Vorkommen noch einen Übergang zu den marinen *Codiaceae* markieren würde.

Fortpflanzungsformen, wie Pädogamie (Kopulation zwischen Gameten desselben Behälters), Parthenogamie (Verschmelzung von Kernen des weiblichen Gameten oder von zwei weiblichen Gameten), Pseudogamie (Vereinigung von zwei nicht als Gameten differenzierten Zellen oder Kernvereinigung in einer vegetativen Zelle) als Automixis zusammengefaßt. Erscheinungen geschwächter Sexualität und des Ersatzes eigentlicher Sexualität durch vegetative Kern- oder Zellverschmelzungen leiten von der Amphimixis zum völligen Verlust von Kernverschmelzungen, den Erscheinungen der Apomixis, über.

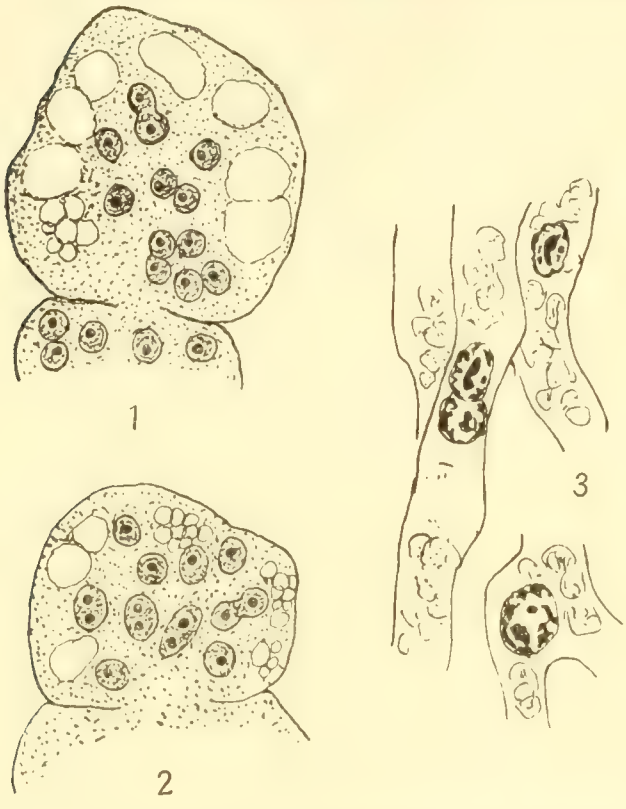



Fig. 153. Parthenogamie und Pseudogamie bei *Ascomycetes*. *1* und *2* Parthenogamie bei *Ascophanus carneus*, paarweise Vereinigung von Kernen in Oogonien (nach Cutting); *3* Pseudogamie bei *Humaria rutilans*, Kernverschmelzungen in vegetativen, zur Peritheciumbildung übergehenden Hyphen (nach Fraser); aus Guilliermond (1913, Fig. 59 und 60, S. 493).

An Beispielen völligen Geschlechtsverlustes mit apomiktischer Fortpflanzung ist innerhalb der Pilze kein Mangel. Schon de Bary hat die Aufmerksamkeit auf die allmähliche Degradation der Sexualität bei den *Saprolegniaceae* gelenkt und gezeigt, daß einzelne Formen derselben progressive Degeneration und Schwinden von Antheridien, andere völlige Unterdrückung der Antheridiumbildung erfahren haben. Häufiges Vorkommen apomiktischer Fortpflanzungsprozesse ist ferner bei *Mucoraceae* festgestellt. Die Zusammenfassung Guilliermonds zeigt ferner die Häufigkeit weiterer Beispiele bei den Hemiascomyceten, niederen Ascomyceten, im besonderen bei den Hefepilzen, bei Uredineen und Autobasidiomyceten.

Über die Ursache und den allmählichen Verlauf der Reduktion der Sexualität in den verschiedenen Abteilungen der Pilze ist noch nicht viel diskutiert worden. Das rührt wohl davon her, daß für die ausschließlich heterotrophen Pilze die Annahme von Beziehungen zwischen Geschlechtsverlust und Lebensweise besonders naheliegend war. Nachdem nun aber die Untersuchungen an höheren Pflanzen im allgemeinen ergeben, daß der Übergang von der Autotrophie zur Heterotrophie

nicht als direkte Ursache von Schwächungen in der sexuellen Sphäre angenommen werden kann, ist auch für die Pilze zum mindesten der Nachweis für die Richtigkeit der gegenteiligen Annahme noch nicht erbracht. Ihr Übergang zur heterotrophen Lebensweise ist offenbar schon sehr früh erfolgt. Die Eigentümlichkeiten ihres äußeren und inneren Aufbaues, die als Anpassungen oder Folgen der besonderen Lebensweise gedeutet werden, sind derart stark, daß sie auch indirekt eine Beeinflussung der Fortpflanzung zur Folge gehabt haben könnten. Eine Parallelität zwischen dem Grade der Anpassung an die heterotrophe Lebensweise und dem Grade der Reduktion in der Geschlechtssphäre ist indessen keineswegs vorhanden.

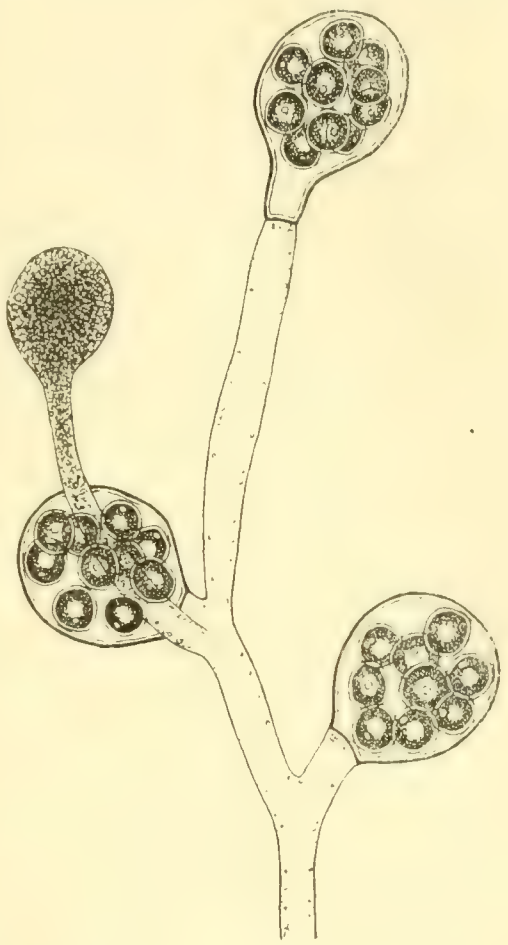


Fig. 154. Ast von *Achlya polyandra* mit gänzlich unterdrückter Bildung männlicher Äste. Oogonien in verschiedenen Stadien der Parthenosporenbildung. Nach Pringsheim (1873/74, Taf. 17, Fig. 5).

Anhaltspunkte für andere Fragestellungen zur Erforschung der Ursachen der Reduktion und des völligen Verlustes der geschlechtlichen Fortpflanzung bei Pilzen scheinen zu fehlen. Für alle Verwandtschaftskreise mit völligem Geschlechtsverlust oder ausschließlich automiktischen Fortpflanzungsvorgängen wird wohl überhaupt die Frage nach der Ursache des Verlustes der Amphimixis nicht mehr direkt zu lösen sein. So wird sich auch die Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen nur an denjenigen Verwandtschaftskreisen der Pilze erproben lassen, welche neben automiktischen und apomiktischen Arten und Rassen auch noch typisch amphimiktische Vertreter aufweisen. Das ist, wie S. 180 u. f. ausgeführt wurde, vor allem bei den algenähnlichen und wohl von Algen *(Conjugaten* und *Siphoneen)* abstammenden *Phycomycetes* der Fall.

Mit einer solchen Einschränkung in der Wahl der Untersuchungsobjekte erfolgt auch ohne weiteres die Einschränkung auf Fortpflanzungsvorgänge, welche der Parthenogenesis und Apogamie autotropher Thallophyten und der höheren Pflanzen durch-

aus zur Seite zu stellen sind und für welche günstige Untersuchungsobjekte aus der Reihe der *Phycomycetes* bereits im siebenten Kapitel besprochen wurden. Würde es aber gelingen, durch Bastardierung normalgeschlechtlicher, heterothallischer Mucoraceen oder durch Kreuzung sexueller Saprolegniaceen eine neue apogame Form zu erzielen, so wäre durch ein solches Ergebnis wenigstens indirekt gezeigt, daß auch in den anderen Verwandtschaftskreisen der Pilze der Übergang von früherer Amphimixis zur jetzigen Auto- und Apomixis durch Bastardierung in der Aszendenz veranlaßt worden sein könnte.

## C. Zusammenfassung und Thesen.

Als vegetative Propagation werden diejenigen Nebenformen der Fortpflanzung bezeichnet, durch welche eine bestimmte Generation oder Entwicklungsphase einer Pflanze Abkömmlinge erzeugt, die ihr selbst ähnlich sind. Sie erfolgt bei niederen Pflanzen durch Conidienbildung, Erzeugung von Schwärmsporen, Endosporen, Akineten, Fragmentation des Thallus und Brutknospenbildung. Bei den höheren Pflanzen dienen denselben Zwecken die Produktion von Zwiebeln, Brutkörpern, Rhizomen, Knollen, Ausläufern usw. Bei vielen Pflanzen fügt sich die Propagation in den antithetischen Generationswechsel ein; bei anderen dagegen ist sie die einzige Fortpflanzungsform.

Die Hypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen kann sehr wohl auch auf die im Pflanzenreich so außerordentlich verbreiteten Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation ausgedehnt werden. Nicht nur der Verlust der Befruchtungsfähigkeit und der Fortpflanzung des Geschlechtsindividuums durch Einzelzellen, sondern auch der völlige Verlust der früheren Fortpflanzung und des damit verbundenen Generations- oder Phasenwechsels — bei den höheren Pflanzen also das Fehlen jeder Form der Samenbildung — ist ebenfalls als Folge von Bastardierung denkbar. Sterile Bastarde zwischen Arten, die außer zu geschlechtlicher Fortpflanzung auch zu vegetativer Vermehrung befähigt sind, werden sich wahrscheinlich ebenfalls auf vegetativem Wege erhalten und vermehren können. Die so häufig festgestellte, ganz allgemein kräftigere vegetative Entwicklung der Bastarde gegenüber ihren Eltern spricht sogar dafür, daß sich bei sterilen Bastarden die Erscheinungen der Luxuration auch in einer verstärkten Ausbildung der ererbten vegetativen Propagationsorgane äußern wird. Jedenfalls aber ist die Möglichkeit vorhanden, daß völlig sterile Bastarde sich durch vegetative Vermehrung nicht nur lange an ihrem Entstehungsorte erhalten, sondern sich von demselben aus auch ausbreiten können. Vorgänge der Bastardierung

werden so zur Bildung von Formen führen, die ohne Kenntnis ihres Ursprunges als sterile Standortsformen, Varietäten oder Unterarten der Elternarten gelten.

Thesen:

1. Vegetative Vermehrung kann sehr wohl neben reichlicher Fruktifikation bestehen und braucht an sich weder einen Verlust des Geschlechtes noch einen hybriden Ursprung zu bedeuten. Zuzugeben ist auch die Möglichkeit, daß das Verhältnis der sexuellen Fortpflanzung zur vegetativen Propagation bei solchen Pflanzen durch äußere Faktoren beeinflußbar ist und je nach den Bedingungen bald die eine, bald die andere Fortpflanzungsart vorherrscht oder die andere ganz ausschließt. Für unsere Fragestellung kommen nur diejenigen Pflanzen näher in Betracht, für die erblicher Verlust oder doch unter den verschiedensten äußeren Bedingungen sehr starke Einschränkung der sexuellen Fortpflanzung oder unregelmäßiger Verlauf derselben nachgewiesen ist.

2. Die Formenkreise von *Lilium croceum* und *bulbiferum* sind durch das Vorherrschen vegetativer Propagation bei einzelnen Sippen ausgezeichnet, die auch durch ihre absolute Selbststerilität an Hybriden erinnern. Bastardierung hat nach allgemeiner Annahme bei der Entstehung des Formenkreises dieser Lilien eine große Rolle gespielt und Bastarde mit rein einseitiger Vererbung sind experimentell nachgewiesen. Die Möglichkeit ist also vorhanden, daß sowohl im Formenkreis des *L. bulbiferum* wie des *L. croceum* durch Kreuzung blütensterile metrokline und patrokline Formen geschaffen worden sind, die sich ausschließlich durch Bulbillen vermehren.

3. Bei vielen Vertretern der Gattung *Agave* ist Bulbillenbildung neben Samenbildung möglich; bei anderen scheint vegetative Propagation erst auf besondere äußere Einwirkungen hin als Ersatz der sexuellen Fruktifikation in Erscheinung zu treten und für eine Anzahl Arten ist Vermehrung durch Bulbillen die einzige bekannte Fortpflanzungsart. Für die Annahme von Bastardierungsvorgängen bei der Entstehung ausschließlich viviparer Formen spricht der Nachweis der völligen Sterilität oder Selbststerilität ihrer zahlreichen Blüten, die an die Befunde bei Bastarden erinnernden Unregelmäßigkeiten in der Pollen- und Embryosackentwicklung, sowie die Möglichkeit der Kreuzung fertiler Arten in der Kultur.

4. Auch bei *Cardamine bulbifera* ist reichliche Vermehrung durch Bulbillen mit außerordentlich spärlicher oder völlig fehlender Samenbildung kombiniert. Auf Grund der bisherigen Befunde über samenbildende Sippen von *C. bulbifera* ist eine Abhängigkeit der Fruktifikation dieser Art von günstigen Bedingungen für die Bestäubung

und von der Zusammensetzung des Substrates, im besonderen vom Kreide- oder Kalkgehalt des Bodens angenommen worden. Indessen ist auch zu wiederholten Malen auf die Existenz von Beziehungen zwischen der ganzen oder teilweisen Sterilität und der vegetativen Vermehrung dieser Pflanze hingewiesen worden, wobei allerdings die Ansichten über den ursächlichen Zusammenhang der beiden Erscheinungen auseinander gingen und bald das Eintreten der Sterilität, bald die „Anpassung an vegetative Vermehrung" als primär betrachtet wurde.

Für die Auffassung der *C. bulbifera* als eines in der Regel sterilen und sich vegetativ fortpflanzenden Artbastardes sprechen außer ihrer Sterilität auch ihre Verbreitungsverhältnisse, ihre intermediäre Stellung zwischen anderen Arten, der bereits erbrachte Beweis, daß Artbastarde innerhalb der Gattung *Cardamine* sehr häufig sind, sowie der Umstand, daß die Bedeutung der Hybridisation für die Artbildung in dieser Gattung auch schon von systematischer Seite betont worden ist.

Hinsichtlich des Bastardierungsaktes kommen zwei Möglichkeiten in Betracht. Die an den meisten Standorten sterile und sich ausschließlich durch Bulbillen fortpflanzende Form ist

a) ein Bastard zwischen einer früher verbreitet gewesenen und wahrscheinlich auch jetzt noch lokal vorkommenden fertilen, habituell ähnlichen Stammart und einer in denselben oder angrenzenden Gebieten vorkommenden weiß- oder gelbblühenden Art, oder

b) ein Bastard zwischen zwei anderen der auch gegenwärtig noch in denselben Gebieten vorkommenden Arten, vermutlich zwischen *C. pentaphylla* und einer der fiederblätterigen, weiß- oder gelbblühenden Arten, *C. polyphylla, pinnata, enneaphylla.*

5. Durch die bisherigen Untersuchungen über Entwicklung und Aufbau der Ährchen und Blüten von *Poa alpina f. vivipara* sind Korrelationen zwischen der Verminderung oder völligen Unterdrückung, der Funktionsunfähigkeit der noch zur Ausbildung kommenden Blüten einerseits, der Bulbillenbildung anderseits festgestellt. Die vorgenommenen Kulturversuche sprechen dafür, daß außer fertilen und halb fertil-viviparen Sippen und Stämmen ganz sicher auch Individuen oder Stämme von *P. alpina* vorkommen, die sich ausschließlich apomiktisch fortpflanzen, nur unter ungünstigen Kulturbedingungen eine Hemmung der Bulbillenbildung erfahren und damit eine Rückkehr zur samenbildenden Form verbinden. Umwandlung einer *P. alpina fructifera* in eine *f. vivipara* durch Änderung der Kulturbedingungen ist bis jetzt nicht gelungen.

Als Ursache der Entstehung der „spontan entstehenden, erblichen und mehr oder weniger konstanten" *f. vivipara* ist vom Standpunkte unserer Arbeitshypothese aus Bastardierung in der Aszendenz

anzunehmen. Für den hybriden Ursprung der reinen *bulbifera*-Formen sprechen die Resultate der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über die Degradationen der Blüten in den Bulbillen erzeugenden Ährchen, die Funktionsunfähigkeit der Antheren und Samenanlagen und besonders die Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Pollen- und Embryosackentwicklung, die in der Regel nicht zur Ausbildung funktionsfähiger Geschlechtszellen führen. Versuchen über experimentelle Erzeugung einer viviparen *Poa* durch Hybridation haben vorerst die Feststellung der Erblichkeitsverhältnisse der sich verschieden fortpflanzenden Formen und deren cytologische Untersuchung vorauszugehen.

6. Völliger Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung ist nicht nur bei Blütenpflanzen, sondern auch unter den niederen Pflanzen häufig. Auch hier zeichnen sich geschlechtslose Formen vor ihren sexuellen Verwandten nicht selten durch eine, an die Luxuration der Bastarde erinnernde ungewöhnlich üppige vegetative Entwicklung aus.

7. Ein Antagonismus zwischen sexueller und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist bei den Moosen nicht vorhanden. Die Ausbildung vegetativer Vermehrungsorgane kann nicht als Ursache des Geschlechtsverlustes einzelner sich ausschließlich apomiktisch fortpflanzender Arten aufgefaßt werden. Dagegen könnten einzelne der nur in einem Geschlecht vorkommenden oder völlig sterilen Moosformen sterile Bastarde sein, die sich als ausdauernde $F_1$-Gametophyt-Generation durch Brutorgane oder Fragmentation des Thallus erhalten und vermehren.

8. Für *Caulerpa* und einige andere Gruppen vielgestaltiger, „geschlechtsloser“ Schlauchalgen ist ebenfalls die Möglichkeit zu prüfen, ob nicht ein Teil ihrer Formbildung durch Bastardierung in der Aszendenz verursacht worden sein könnte. Unter dieser Voraussetzung würden auch diese Pflanzen wieder mit der Sterilität von Bastarden üppige vegetative Entwicklung und Vermehrung verbinden. Bessere Anpassung der luxurierenden Bastarde an die äußeren Faktoren hätte allmählich zur völligen oder doch lokalen Verdrängung der sexuellen Stammformen geführt.

9. Die bisherigen Versuche, den Formenreichtum innerhalb der Gattung *Caulerpa* zu erklären, basieren auf der Auffassung der vegetativen Propagation als der ursprünglichen Fortpflanzungsart dieses Formenkreises und gipfeln in der Annahme von Mutation durch Knospenvariation. Eine ganze Anzahl von Beobachtungen machen es aber wahrscheinlich, daß auch jetzt noch einzelnen Caulerpen Fortpflanzung durch Schwärmsporen oder Gameten zukommt. Ihre sichere Feststellung würde dafür sprechen, daß in diesem Verwandtschaftskreise nicht eine ursprüngliche Geschlechts-

losigkeit, sondern sekundärer Geschlechtsverlust vorliegt, amphimiktische Fortpflanzung in dieser Gattung früher verbreiteter war als jetzt und Kreuzung zwischen sexuellen Arten auch zur Bildung von sterilen Bastarden, d. h. der Mehrzahl der jetzigen geschlechtslosen Formen geführt haben kann.

10. Ähnlich wie bei der Entstehung der apogamen *Chara crinita* ist auch in der Aszendenz einzelner der heutigen geschlechtslosen Caulerpen ein Ausbleiben der Reduktionsteilung bei der Keimung von Heterozygoten und damit die Bildung diploider Gametophyten erfolgt. Diploidie und Heterozygotismus der Kerne haben wiederum üppige vegetative Entwicklung, die Vorgänge der Luxuration ausgelöst, während die Gametenbildung mit ihren Kernteilungsvorgängen und Plasma-Umlagerungen Störungen und Hemmungen aufwies oder völlig ausgeschaltet wurde.

11. Sollten dereinst cytologische Untersuchungen weitgehende Verschiedenheiten in den Chromosomenzahlen der Caulerpen feststellen, so wäre die Möglichkeit zu berücksichtigen, daß neben Bastardierung oder in Kombination mit derselben auch Dispermie oder Polyspermie zur Veränderung der Chromosomenzahlen und zum Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung beigetragen haben.

12. Wie in allen anderen besprochenen Verwandtschaftskreisen kommen auch für die in der Phylogenie der Gattung *Caulerpa* angenommenen Hybridisationen ebensowohl die Entstehung von patro- und metromorphen Bastarden wie intermediärer Formen und von Neukombinationen der elterlichen Merkmale in Frage. Wenn irgendwo im Pflanzenreich, so werden bei hybriden Siphoneen infolge ihrer besonderen Organisation Bildung von Mosaikbastarden und vegetative Spaltungen möglich sein, die in Verbindung mit nachfolgender Propagation als scheinbar progressive Mutationen mit zum Formenreichtum dieser Gattung beitragen.

13. Ähnlich wie bei *Caulerpa* könnte Bastardierung auch bei der Entstehung der vegetativ hoch organisierten *Udoteae* Anteil an Formbildung und Geschlechtsverlust haben. Auch in diesem Formenkreis liegt nicht primitive Geschlechtslosigkeit, sondern sekundärer Geschlechtsverlust vor.

14. Erscheinungen geschwächter Sexualität und des Ersatzes eigentlicher Sexualität durch vegetative Kern- oder Zellverschmelzungen leiten innerhalb der Pilze von der Amphimixis zum völligen Verlust von Kernverschmelzungen, den Erscheinungen der Apomixis über. Beispiele völligen Geschlechtsverlustes und rein apomiktischer Fortpflanzung sind innerhalb der Pilze häufig.

Der Übergang der Pilze zur heterotrophen Lebensweise ist offenbar schon frühzeitig erfolgt. Die Eigentümlichkeiten ihres äußeren und inneren Aufbaues, die als Anpassungen oder Folgen

der besonderen Lebensweise gedeutet werden, legten auch die Annahme von Beziehungen zwischen Geschlechtsverlust und Lebensweise besonders nahe. Wie bei den höheren Pflanzen ist aber auch bei den Pilzen der Übergang von der autotrophen zur heterotrophen Lebensweise nicht als direkte Ursache von Schwächungen in der sexuellen Sphäre anzunehmen, sondern höchstens indirekt dafür bedeutungsvoll geworden. Eine Parallelität zwischen dem Grade der Anpassung an die heterotrophe Lebensweise und dem Grad der Reduktion in der Geschlechtssphäre ist auch hier nicht vorhanden.

15. Für alle Verwandtschaftskreise der Pilze mit völligem Geschlechtsverlust oder ausschließlich automiktischen Fortpflanzungsvorgängen ist die Frage nach der Ursache des Verlustes der Amphimixis nicht mehr direkt zu lösen. Die Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen wird sich also nur an denjenigen Verwandtschaftskreisen der Pilze erproben lassen, welche neben automiktischen und apomiktischen Arten und Rassen auch noch typisch amphimiktische Vertreter aufweisen.

Vierzehntes Kapitel.

# Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich.

Beobachtungen aus den verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreichs haben gezeigt, daß sich die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen zwanglos auf einen Teil derjenigen Pflanzen ausdehnen läßt, welche nicht nur einen Verlust der Zygotenbildung, sondern auch der Erzeugung von Fortpflanzungszellen und -organen erlitten haben und sich ausschließlich durch vegetative Vermehrung erhalten und verbreiten. Es liegt mir aber ferne, so weit gehen zu wollen, wie Jeffrey, der neuerdings (1914, 1916) die Anschauung vertreten hat, daß die in allen Verwandtschaftskreisen der Pflanzen, von den Algen bis zu den Angiospermen, verbreitete teilweise oder völlige Sterilität der Sexualzellen im allgemeinen stets als sichtbare Spur der in der Aszendenz erfolgten Kreuzung aufgefaßt werden müsse. Dieser Auffassung ist entgegenzuhalten, daß auch in der Sexualsphäre der Organismen, wie in allen anderen Lebenserscheinungen, derselbe Effekt sehr wohl durch verschiedenartige Einflüsse hervorgerufen werden kann. Es ist zu erwarten, daß auch die Sterilität von Gameten oder von Sporen verschiedene Ursachen haben kann[1]). Die Jeffreysche Hypothese ist als Kritik der Grundlagen der Mutationstheorie aufgestellt worden. De Vries macht in ihrer Besprechung darauf aufmerksam, daß außer der Kreuzung auch andere Faktoren, Ernährungs- und klimatische Einflüsse, sodann Entwicklungsstörungen durch pflanzliche oder tierische Parasiten usw. Sterilität zur Folge haben. In Berücksichtigung dieser Tatsachen möchte ich meine Hypothese nur auf solche Fälle der Sterilität anwenden, bei welchen sich mit derselben ein erblicher, oder doch über Generationen wirksamer Geschlechtsverlust geltend macht.

[1]) Wohl mit Recht weist Jeffrey (1916) aber darauf hin, daß in verschiedenen Verwandtschaftskreisen, wie z. B. in den Gattungen *Betula, Quercus, Solanum, Alopecurus, Potamogeton* usw., deren Arten sich durch große Variabilität und Gametensterilität auszeichnen, hybrider Ursprung sehr verbreitet sein dürfte. Dafür spricht auch, daß monotypische Spezies derselben Gruppen, wie *Zizania aquatica, Zannichellia, Zostera* u. a. vollkommen entwickelten Pollen bilden.

Für vorübergehende Sterilität sind eine ganze Anzahl anderer Ursachen möglich. Auch für einzelne Fälle obligater Sterilität sind mehr oder weniger klar zu übersehende andere Ursachen festgestellt worden. Es wird genügen, im Nachfolgenden kurz auf einige Gruppen solcher Erscheinungen hinzuweisen.

### I. Sterilität infolge Korrelations- und Ernährungsänderungen in Blüten.

Bei verschiedenen Pflanzen sind Korrelationen zwischen einzelnen Blütenorganen, in anderen zwischen Blüten desselben Blütenstandes, zwischen Blüten und anderen Organgruppen als Ursache der Sterilität erkannt worden.

Stärkere Abweichungen vom normalen Bau der Blüten können, selbst wenn sie die Reproduktionsorgane nicht direkt affizieren, zu geschlechtlicher Impotenz führen. Als Beispiele hierfür erwähnt Darwin (1868, II. S. 224) die anormalen Blüten von *Begonia frigida,* die Primeln mit petaloider Ausbildung des Kelches. Weiter führt er die geringe Fertilität pelorischer Blüten verschiedener Pflanzen, wie *Linaria vulgaris, Corydalis solida,* sowie einzelner Gewächshaus-Pelargonien an. Er betont indessen, daß in anderen Fällen ungewöhnlich weitgehender Monstrosität keine Schwächung der Fertilität eingetreten sei, so daß also Monstrosität nicht immer Ursache von Unfruchtbarkeit, dagegen die letztere gelegentlich ebenfalls Ursache des monströsen Wachstums sein werde. Aus der neueren Literatur seien zwei Fälle verminderter Fertilität infolge abweichenden Blütenbaues angeführt.

Nach Untersuchungen von Correns (1905) sind bei *Campanula medium f. calycanthema* mit der petaloiden Umbildung des Kelches auch Änderungen in der Ausbildung der Kapseln und vor allem in der Fruchtbarkeit verbunden. Während die Sippen der *Campanula medium f. typica* Kapseln bilden, deren fünf Fächer mit Klappen aufspringen und reichlich Samen bilden, bleiben bei der *f. calycanthema* die Kapseln in der Regel geschlossen. Sie liefert bei freiem Aufblühen viel weniger oder gar keinen Samen und bei künstlicher Bestäubung wurden überhaupt nur ausnahmsweise einzelne Samen erhalten. Dabei bleibt allerdings das Androeceum vollkommen intakt. Der Pollen der *f. calycanthema* ist so reichlich ausgebildet wie bei *f. typica,* die einzelnen Körner sind durchgängig ebensogut entwickelt und genau so tauglich wie bei der *f. typica.* Der Grund der Sterilität der *f. calycanthema* hängt nach Correns wohl zusammen mit der Unterständigkeit des Fruchtknotens. Die Nährstoffe werden zur Bildung des petaloiden Kelches verbraucht und können nicht mehr in genügender Menge zum Gynaeceum gelangen. Ein weiterer Grund der Sterilität ließ sich nicht nachweisen.

Die Samenanlagen der *f. calycanthema* unterschieden sich, wie Correns (l. c., S. 467) besonders bemerkt, nicht von denjenigen der *f. typica* und besaßen einen gutentwickelten Embryosack.

Eine ähnliche „Abdämmung der Nährsubstanzen" von den Samenanlagen findet im oberständigen Fruchtknoten der *calycanthema*-Individuen von *Mimulus tigrinus* offenbar nicht statt. Sie sind oft normal fruchtbar. Ebenso hat sich *Primula polyantha calycanthema* bei legitimer Bestäubung fruchtbar erwiesen.

Auch die Pelorien verhalten sich hinsichtlich ihrer Fertilität durchaus verschieden. Nach den übereinstimmenden Erfahrungen aller Forscher sind, wie de Vries (1901, I. S. 555) schreibt, „die Blüten der *Linaria vulgaris peloria* in hohem Grade steril. Der Pollen ist schlecht ausgebildet, aber auch der Fruchtknoten ist meist atropisch.

Fig. 155. *Campanula medium f. typica* und *f. calycanthema*. *1* Blüte der f. typica, *2* f. calycanthema mit unregelmäßiger, *3* mit corollenähnlicher und *4* mit sehr schöner, corollengleicher Ausbildung des petaloiden Kelches. Nach Correns (1905, Taf. 5, Fig. 1, 2, 4 und 5).

Jedoch nicht in solchem Grade, daß nie keimfähige Samen entstehen würden, wie einige Forscher meinen". Indessen blieb die Fertilität der total pelorischen Individuen auch in seinen eigenen Kulturen sehr gering. „Mit ihrem eigenen Blütenstaub ist, wie er schreibt, fast nichts zu machen. Unter sich künstlich bestäubt, setzen weitaus die meisten Blüten dennoch keine Frucht an. Tausende von Blüten habe ich im Laufe einiger Jahre befruchtet, um im ganzen wenig über hundert keimfähige Samen zu erhalten". Im Gegensatz hierzu ist eine von Baur (vgl. 1914, S. 55) gezogene pelorische Rasse von *Antirrhinum* völlig fruchtbar und bei legitimer Bestäubung konstant.

Petaloide Ausbildung des Kelches und die als Pelorien bezeichneten verschiedenartigen Abweichungen vom normalen Bau zygomorpher Blüten sind also häufig, aber durchaus nicht immer, mit mehr oder weniger weitgehender Sterilität verbunden. Neben völliger

oder partieller, sich nur in Androeceum oder Gynaeceum äußernder Sterilität ist auch völlige Fruchtbarkeit möglich. Die kausalen Beziehungen zwischen Monstrosität und Sterilität der Blüten sind vielleicht ernährungsphysiologischer Natur, genauer aber solange wohl nicht zu übersehen, als auch die Ursachen der Petaloidie des Kelches und der Pelorie selbst noch fast völlig unbekannt sind. Ziemlich fest steht wohl, daß äußere Einflüsse, wie Überernährung, Änderungen der Lichtintensität, Einwirkung von Parasiten, Verwundung usw., nicht als auslösende Ursachen erblicher Pelorien in Frage kommen. Nach Vöchting (1898, S. 475) deutet alles darauf hin, „daß nicht äußere Bedingungen die Bildung der Anomalien an unserer Pflanze (d. h. der von ihm untersuchten *Linaria spuria)* hervorrufen, sondern daß diese auf der Wirkung innerer Ursachen beruhen, solcher, die mit der Konstitution der Spezies gegeben sind". Auch in der neuesten Studie über die Pelorien faßt Sirks (1915, S. 271) dieselben auf als „un phénomène qui peut être entièrement indépendant des circonstances extérieures, et qui est causé par une composition génétique inhérente à la plante". Welcher Art diese inneren Ursachen sind, ob sie wirklich in der Konstitution der betreffenden Spezies ganz allgemein gegeben sind, oder ob sie nicht vielleicht gerade durch Änderungen dieser Konstitution bedingt werden, wie sie z. B. durch Kreuzung zustande kommen, das alles wird durch weitere Untersuchungen festzustellen sein. Unmöglich wäre nicht, daß die zukünftige Forschung sich der von Linné und einigen anderen älteren Autoren vertretenen Auffassung der Pelorien als Kreuzungsprodukte wieder nähern wird. Allerdings wohl nicht mit dem Resultate, daß gemäß der Ansicht Linnés die Pelorien als Bastarde zwischen zygomorphen und radiären Formen nachgewiesen werden, wohl aber darin, daß man die Kreuzung als Ursache der Rückkehr dieser Pflanzen zur phylogenetisch älteren, radiären Blütenform nachzuweisen versuchen wird.

Abdämmung von Nährstoffen, vielleicht in Kombination mit verschiedenartiger Beeinflussung durch die wechselnden äußeren Faktoren, spielt offenbar auch bei der Ausbildung der Blüten und Früchte innerhalb vielzähliger Infloreszenzen häufig eine maßgebende Rolle. Abhängigkeit der einzelnen Blüte von ihrer Stellung im Blütenstand ist bei zahlreichen Pflanzen bekannt geworden. Bald bleiben die erstblühenden Blüten eines größeren Standes steril, bald setzen die zuletzt zur Anthese kommenden Blüten nicht mehr Frucht an. Dem Ausbleiben der Fruchtbildung gehen dabei vielfach Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Samenanlagen und des Pollens der Blüten voran. Es möge genügen, auf ein Beispiel der Sterilität einzelner Blüten innerhalb größerer Blütenstände einzutreten.

Nach Farmer und Digby (1910, S. 200) fand Beer bei *Oenothera biennis* ähnliche Störungen der Reduktionsteilungen, wie sie selber bei *Scolopendrium vulgare f. elegantissimum* festgestellt hatten, wenn er Blüten unter denjenigen „ungünstigen Bedingungen" studierte, wie sie der Spätherbst für die Pflanzen bietet. Früher im Jahre, also unter günstigeren Außenbedingungen, soll dagegen die Tetradenteilung ganz nach dem Schema verlaufen.

Eine eigentümliche, aber jedenfalls auf anderer Ursache beruhende Sterilitätserscheinung ist an *Oenothera Lamarckiana gigas* von Gates (1911b, S. 927) beobachtet worden. Ihre Besonderheiten bestanden darin, daß die cytologischen Vorgänge der Tetraden- und Reduktionsteilung sich in den Hauptzügen scheinbar normal abspielten, während die Pollenmutterzellen archesporialen Charakter beibehielten.

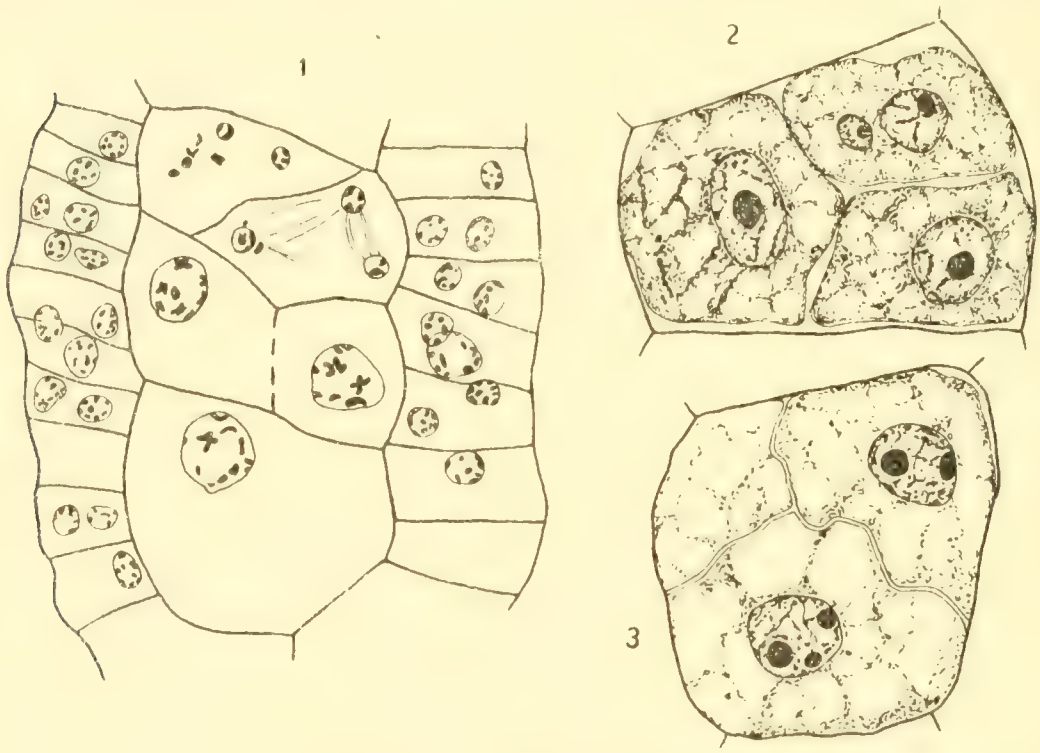



Fig. 156. Pollensterilität bei *Oenothera Lamarckiana gigas*. *1* Partie eines Pollensackes im Längsschnitt, Pollenmutterzellen im Stadium der Interkinesis, beiderseits umgeben und in lückenlosem Verbande mit zweikernigen Tapetenzellen. *2* und *3* mehr oder weniger vollständige Pollentetraden in dickwandigen, im Zellverbande verbliebenen Pollenmutterzellen. Nach Gates (1911b, Taf. 69, Fig. 55; Taf. 70, Fig. 83 und 84).

Ihre Wände blieben untereinander sowie mit dem Tapetum in Verbindung und wurden häufig noch verdickt und kutikularisiert. Sie bildeten also auch später noch ein kompaktes Gewebe und es trat weder ein Freiwerden der Pollenmutterzellen noch der Pollenzellen ein. Die Tapetenzellen dieser Antheren blieben zweikernig. Die zweite Kernteilung sowie die weiteren charakteristischen Änderungen, welche solche Zellen normalerweise zeigen, wurden unterdrückt.

Eine der auffallendsten Eigentümlichkeiten dieser sterilen Antheren aber war der enorme Größenunterschied der Pollenmutterzellen. Während bei normaler Entwicklung der Antheren von *O. Lam. gigas* die Pollenmutterzellen im archesporialen Zustande durchaus gleicher Größe sind, war in diesen sterilen Antheren das Volumen einzelner Zellen oft demjenigen mehrerer benachbarter Zellen gleich. Nach der Ansicht Gates' hat dieser Typus der Sterilität seine primäre Ursache nicht in Anomalien der mit der Reduktion zusammenhängenden cytologischen Prozesse. Immerhin wiesen einzelne Antheren dieser Blüten auch in dieser Hinsicht zahlreiche Unregelmäßigkeiten auf. Festgestellt wurden:

a) Einstellung der Tetradenteilung nach der heterotypischen Kernteilung, der nur noch die Bildung einer Teilungswand, eine Segmentation des Plasmas oder die Bildung einer vergänglichen Zellplatte nachfolgte;

b) Ausbleiben der Zellteilung nach dem zweiten Kernteilungsschritt und Zusammenballen der vier Kerne im Zentrum der Pollenmutterzelle;

c) Unregelmäßiger Verlauf der heterotypischen oder der homöotypischen Teilung mit Zurückbleiben einzelner Chromosomen in der Teilungsfigur und Entstehung von Kleinkernen, sowie weitere Unregelmäßigkeiten, welche auch bei Bastarden auftreten.

Gates schreibt dieses eigenartige Verhalten des Archespors der Unfähigkeit der umgebenden Antherengewebe zum Wachstum und zur Bildung eines größeren Hohlraumes zu, welcher den Pollenmutterzellen genügend Platz zur Abrundung während des Synapsisstadiums bieten würde. Er fand diese Art der Antherensterilität in vier Blüten eines Stockes vor, der in allen anderen Blüten normale Pollenentwicklung zeigte und Pollen produzierte, der mit Erfolg zu Kreuzungen benutzt wurde.

Sterilität einzelner Blüten oder ganzer Stöcke von *O. Lam. gigas* ist offenbar nicht allzu selten. Gates erwähnt, daß schon 1899 in den Kulturen von de Vries ein Exemplar von *O. Lam. gigas* aufgetreten sei, das sich auch bei wiederholter künstlicher Bestäubung als völlig steril erwies. Er selbst beobachtete 1909 eine in ihren Antheren völlig sterile *Oenothera*, die dagegen zahlreiche gute Kapseln erzeugte. Es tritt also bei den Oenotheren außer der bekannten im Genotypus begründeten partiellen Sterilität gelegentlich auch eine weitergehende Sterilität einzelner Blüten, Blütenstände oder ganzer Individuen in Erscheinung. Die Deutung dieser Befunde ist nach verschiedenen Richtungen möglich. Nach Gates sprechen sie vor allem dafür, daß auch bei sterilen Bastarden die Sterilität nicht von irgendeiner Form der Chromatinrepulsion abhängig sein werde, sondern ganz allgemein die Ursache der Sterilität als „Ernährungs-

mangel“ zu definieren sei. Aus der Vergleichung der eben besprochenen Sterilitätserscheinungen infolge Ernährungsstörungen verschiedenen Grades mit denjenigen von Bastarden und Apogamen kann aber ebensowohl der entgegengesetzte Schluß gezogen werden, daß tiefgreifende Unterschiede zwischen der infolge Korrelations- und Ernährungsänderungen gehemmten Fertilität und der durch den Heterozygotismus der Kerne hervorgerufenen Sterilität existieren.

## II. Cytologische Veränderungen als Ursache von Sterilität.

An verschiedenen Stellen der Begründung unserer Hypothese ist bereits hervorgehoben worden, daß Änderungen der Kernplasmarelation, des Chromosomensatzes ohne Heterozygotismus, nicht wohl als Ursache der Apogamie in Anspruch genommen werden können. Hier soll noch untersucht werden, inwieweit solche Änderungen doch als Ursache von Sterilität in Frage kommen und ob sie, in Verbindung mit vegetativer Propagation, zur Bildung steriler Klone führen. Auch hier beschränke ich mich auf Ausführungen über einige Einzelfälle, die verschiedenartige Verhältnisse zeigen.

### 1. Fertilität und Sterilität von apospor entstandenen diploiden und tetraploiden Laubmoos-Gametophyten.

Aus den Versuchsergebnissen von Él. und Ém. Marchal (1904 bis 1911) geht hervor, daß Diploidie und Tetraploidie der Gametophyten monözischer Laubmoose nur ausnahmsweise, diejenige diözischer Formen dagegen wohl konstant von Sterilität begleitet ist.

Die apospor entstehenden diploiden Gametophyten (vgl. Fig. 157) der zwitterigen Arten *Amblystegium serpens, A. subtile* und *Barbula muralis* zeigten die gleiche Ausbildung und Verteilung der Geschlechtsorgane wie die normalen haploiden Gametophyten. Dabei erwiesen sich die drei experimentell erzeugten neuen Rassen als fertil, zu normaler Kapsel- und Sporenbildung befähigt. Für die Entstehung ihrer Sporophyten schienen von vornherein zwei Wege möglich: Befruchtung unter diploiden Gameten und damit Entstehung eines tetraploiden Sporophyten oder apogame Entwicklung diploider Eizellen. Die beiden Autoren haben daher dem Verlauf der Sporogonium- und Sporenentwickung besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Sie sind dabei (1909, S. 1288) zur Erkenntnis gelangt, „qu'on n'observe, au cours du développement des produits directs ou lointains de la régénération du sporophyte des mousses, aucune réduction supplémentaire au double, aucun fait d'apogamie susceptible d'éviter le doublement du nombre des éléments représentatifs“. Apogamer Ursprung ist für die Sporophyten der drei ge-

nannten Formen völlig ausgeschlossen. Die Vergleichung der Zell- und Kerngrößen ergab im Verein mit dem Studium der Kernteilungen, daß die auf den diploiden Gametophyten entstehenden Sporogone wirklich tetraploid sind. Während ihrer Sporogenese verläuft die Tetradenteilung völlig normal und erzeugt diploide Sporen. Durch die Sporogenese werden also die diploiden und fertilen Rassen, *Amblystegium serpens, A. subtile* und *Barbula muralis bivalens* fixiert. Sie stehen der univalenten Form sowohl nach der individuellen Entwicklung wie in der Reproduktion keineswegs nach und es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, daß sie sich nicht auch in der freien Natur neben der Normalform erhalten könnten.

Auch das tetraploide *Amblystegium serpens,* das wiederum auf aposporem Wege aus tetraploiden Sporogonien gezogen worden war, wies normalgestaltete Geschlechtsorgane auf. Seine Archegonien öffneten sich zur Reifezeit, die Antheridien bildeten bewegliche Spermatozoiden. Indessen hat sich *A. serpens tetravalens* bis jetzt doch noch nicht fertil erwiesen und ferner ist für *A. serpens* in der tetraploiden Rasse die Grenze der Wiederholung aposporer Experimente erreicht.

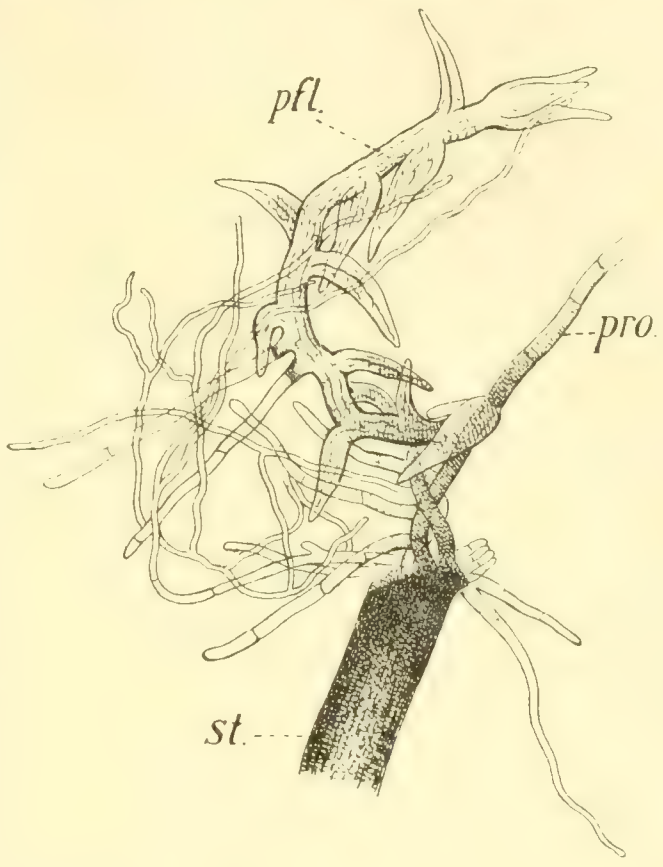



Fig. 157. Bildung von Protonema und Moospflänzchen an der Schnittstelle eines zerstückelten Sporogoniumstieles von Amblystegium serpens. *st* Sporogoniumstiel, *pro* Protonema, *pfl* Moospflänzchen. Nach Pringsheim, aus Goebel (1915, $II_1$. S. 549, Fig. 491.)

Bei einem einzigen der bisher untersuchten monözischen Moose war schon die apospor erhaltene bivalente Form völlig steril. Im Gegensatz zu den tetraploiden Amblystegien unterblieb aber bei dieser Form, *Phascum cuspidatum bivalens,* nicht nur die erfolgreiche Vereinigung der beiderlei Geschlechtszellen, sondern schon die Ausbildung von Sexualorganen. An ihrer Stelle traten Neubildungen auf. In Form und Größe erinnerten sie an die Brutkörper von *Tetraphis pellucida, Aulacomnium androgynum* usw. und waren wie diese imstande, unter Protonemabildung neue Pflanzen zu erzeugen.

So war also aus diesen Versuchen eine Pflanze hervorgegangen, von der die beiden Marchal mit Recht hervorheben, daß „les caractères du Phascum aposporique sont tellement tranchés que celui qui n'en connaîtrait pas l'origine ne songerait certes pas à l'attribuer à son ascendant haploidique".

Hier liegt also ein aufsehenerregender Ausnahmefall vor. Es wird wichtig sein zu prüfen, ob das bei den Marchalschen Versuchen verwendete *Phascum cuspidatum* wirklich eine reine, sexuell normale Art und nicht etwa heterozygotischen Ursprungs gewesen ist. Ist das erstere der Fall, so wäre die Möglichkeit gegeben, daß bei einzelnen Moosen schon die Verdoppelung des arteigenen Chromosomensatzes nicht nur zur Sterilität, sondern in Verbindung damit auch zum Auftreten neuer Merkmale und der Fähigkeit zu vegetativer Propagation führen könnte.

Völlig steril sind auch die diploiden Gametophyten, die auf dem Wege der Aposporie aus den Sporogonien diözischer Laubmoose hervorgehen. Die untersuchten *Bryum-*, *Mnium-* und *Barbula*-Arten *(Bryum caespiticium, argenteum* und *capillare, Mnium hornum* und *Barbula fallax)* lieferten apospor sämtlich diploide, hermaphroditische Gametophyten. Ihre Zwitterblüten enthielten Antheridien und Archegonien in wechselndem Mengenverhältnis, erzeugten aber in keinem einzigen Falle ein Sporogonium. So führt also die auf dem Wege der Aposporie hervorgerufene Chromosomenverdoppelung diözischer Arten, wie die beiden Marchal schon 1907 schrieben, zur Bildung einer „forme nouvelle, d'une sexualité absolument différente de celle de l'espèce type, forme parfaitement stable et susceptible de se maintenir et de se propager par voie asexuelle".

Daß Aposporie nicht nur im Experiment, sondern auch in der freien Natur zur Bildung neuer Formen Anlaß geben kann, wird von den beiden Forschern selbst hervorgehoben. Die Regenerationsvorgänge an Sporophyten gehen bei einzelnen der von ihnen untersuchten Arten unter Bedingungen vor sich, die in der Natur sehr wohl realisiert sein können. Denkbar ist z. B. Protonemabildung an Sporogonien, die durch Tierfraß oder anderweitige Schädigung verstümmelt worden sind und auf feuchten Boden zu liegen kommen. Als Beleg für die Richtigkeit dieser Anschauung können die beiden Forscher in ihrer Arbeit von 1911 mitteilen, daß sie in der Natur ein *Bryum atropurpureum* gefunden hätten, das im Gegensatz zur normalen Art nicht diözisch, sondern monözisch und steril, also offenbar spontan durch Aposporie entstanden war. Daß sich solche Formen in der Natur erhalten und vermehren werden, ist sehr wahrscheinlich. Die sterilen bivalenten Rassen von *Br. caespiticium* und *capillare,* von *Mnium hornum* zeigen ganz gleich wie die fertilen bivalenten Rassen von *Amblystegium serpens* und *subtile*

eine Üppigkeit der vegetativen Entwicklung, die zum mindesten derjenigen der typischen Formen gleich ist. In Kulturen von *Br. caespiticium* mit 1n und 2n Pflanzen, „la forme diploidique tend", schreiben die Marchal, „même manifestement à prendre le dessus". Auch bei absoluter Sterilität solcher bivalenter Rassen wäre durch die vegetative Fortpflanzung, die ihnen ebensogut wie den sexuellen Ursprungsarten zukommt, nicht nur die Erhaltung, sondern auch die Vermehrung gesichert. Es ist also sehr wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei den Laubmoosen neben Bastardierung auch spontane Aposporie zur Bildung von sterilen und sich rein vegetativ erhaltenden Formen geführt haben kann.

## 2. Fertilität und Sterilität der durch vegetative Sprossung entstehenden Gigas-Formen von Angiospermen.

Gewissermaßen ein Gegenstück zu den bivalenten Laubmoosen der Marchal sind die von H. Winkler (1916) beschriebenen *Gigas*-Formen von *Solanum*-Arten. Wie jene haben auch sie auf vegetativem Wege aus Zellen des Sporophyten ihren Ursprung genommen. Im einzelnen liegen natürlich die Verhältnisse, entsprechend den so abweichenden Beziehungen zwischen den beiden Generationen bei Moosen und Angiospermen, verschieden.

*Solanum lycopersicum gigas* und *S. nigrum gigas* sind aus Adventivsprossen von der Schnittfläche durch Pfropfstellen von *S. nigrum* als Unterlage und *S. lycopersicum* als Pfropfreis gewonnen worden. Beide zeigen die von vornherein zu erwartenden Merkmale der Tetraploidie, d. h. sie sind in allen ihren Teilen kräftiger und größer entwickelt als die diploiden Stammarten (vgl. z. B. Fig. 158). Entsprechend ihrem Ursprung als Komponenten von Adventivsprossen[1]) sind zur Erklärung ihrer Entstehung ganz andere Möglichkeiten heranzuziehen als (vgl. Kapitel IX) für die tetraploiden Oenotheren und Primeln. Bei diesen handelt es sich entweder um

[1]) Ihre Entstehung ist z. T. recht kompliziert. *S. lycopersicum gigas* z. B. ist erst einmal erhalten worden. Es wurde von Winkler aus einem adventiv an einer solchen Schnittstelle entstandenen Sproß von *S. Koelreuterianum* isoliert, d. h. einer Periklinalchimäre, die unter einer Epidermis von *S. nigrum* einen Gewebekern von *S. lycopersicum* besitzt. Von den früher beobachteten Individuen von *S. Koelreuterianum* unterschied sich das betreffende Exemplar dadurch, daß die Blätter dunkler grün gefärbt, anders geformt, größer und kräftiger waren. Auch die stärkere Entwicklung der Stengel, das ganze üppige Wachstum der Pflanze ließ die Vermutung berechtigt erscheinen, „daß die unter der Nachtschatten-Epidermis liegende Tomaten-Komponente dieser Periklinalchimäre nicht normale diploide Tomate, sondern daß es die gesuchte tetraploide Form sei, deren Einfluß der Riesenwuchs des Pfropfbastardes zuzuschreiben wäre." Die anatomische und cytologische Untersuchung der durch weitere Kunstgriffe (vgl. l. c., S. 429) isolierten Form hat auch die volle Bestätigung dieser Vermutung ergeben.

Änderungen der Chromosomenzahl bei der Bildung von Sporen oder bei der Keimung von Zygoten, dort um Erzeugung eines neuen Individuums aus vegetativen Zellen mit veränderter Chromosomenzahl. Wie kommt diese zustande? In dem Kallusgewebe, das sich nach der Entgipfelung an der Verwachsungsstelle der Pfropfung bildet, muß mindestens eine Zelle mit tetraploidem Kern aufgetreten sein, deren Teilungsprodukte sich am Aufbau des Adventivsprosses beteiligten. Zur Erklärung des Vorkommens tetraploidkerniger Zellen in dem regenerierenden Kallusgewebe faßt Winkler folgende drei Möglichkeiten ins Auge:

1. Chromosomenverdoppelung in normal diploiden Zellen unter dem Einflusse der im Kallusgewebe herrschenden besonderen Verhältnisse.

Fig. 158. Blütenknospen und offene Blüten von *Solanum lycopersicum* „König Humbert, gelbfrüchtig" (*m*) und *S. lycopersicum gigas* (*g*). Natürliche Größe. Aus Winkler (1916, S. 455, Textfigur 7).

2. Vorkommen einzelner polyploider Zellen in der normalen Pflanze, von denen eine tetraploide zum Aufbau des Kallusgewebes mit herangezogen wird.

3. Verschmelzung der Kerne zweier normal diploider Zellen zu einem tetraploiden Kern.

In eingehender Diskussion weist Winkler nach, daß sehr wenig für Entstehung der Tetraploidie in den Mutterzellen dieser *Gigas*-Formen als Folge einfacher Chromosomenverdoppelung in vorher normal diploiden Zellen, etwa infolge Wundreiz, spricht. Die zweite Art der Entstehung wäre möglich, weil wirklich tetraploide Zellen in den normalen Geweben der beiden Pflanzen vorkommen. Am meisten Wahrscheinlichkeit aber kommt seiner Ansicht nach der dritten Art der Entstehung, derjenigen infolge Kerndurchtritte und Kernverschmelzungen zu. „Man wird sich vorstellen müssen, daß durch die mechanischen Beeinflussungen Porenerweiterungen und Risse in den Zellwänden eintreten, die den Weg öffnen, auf dem unter dem Einfluß der Pressungen und Spannungen im Gewebe der Inhalt einer Zelle ganz oder zum Teil in die andere hinübergedrängt wird". „Auf diese Weise können", schreibt Winkler weiter, „zwei-, drei- und mehrkernige Zellen und die plasmodiumähnlichen Zusammenfließungen entstehen, die sich im Kambialkallus beobachten lassen und bei nachfolgender Verschmelzung der Kerne können sich polyploide Kerne bilden, deren Größe in direktem Verhältnis zu ihrer Chromosomenzahl steht. Bei entsprechender Lage der Dekapitations-

schnittfläche kann es dann vorkommen, daß eine solchermaßen tetraploid gewordene Zelle, die mitten zwischen normal diploid gebliebenen liegt, zum Aufbau eines adventiven Vegetationspunktes mit herangezogen wird".

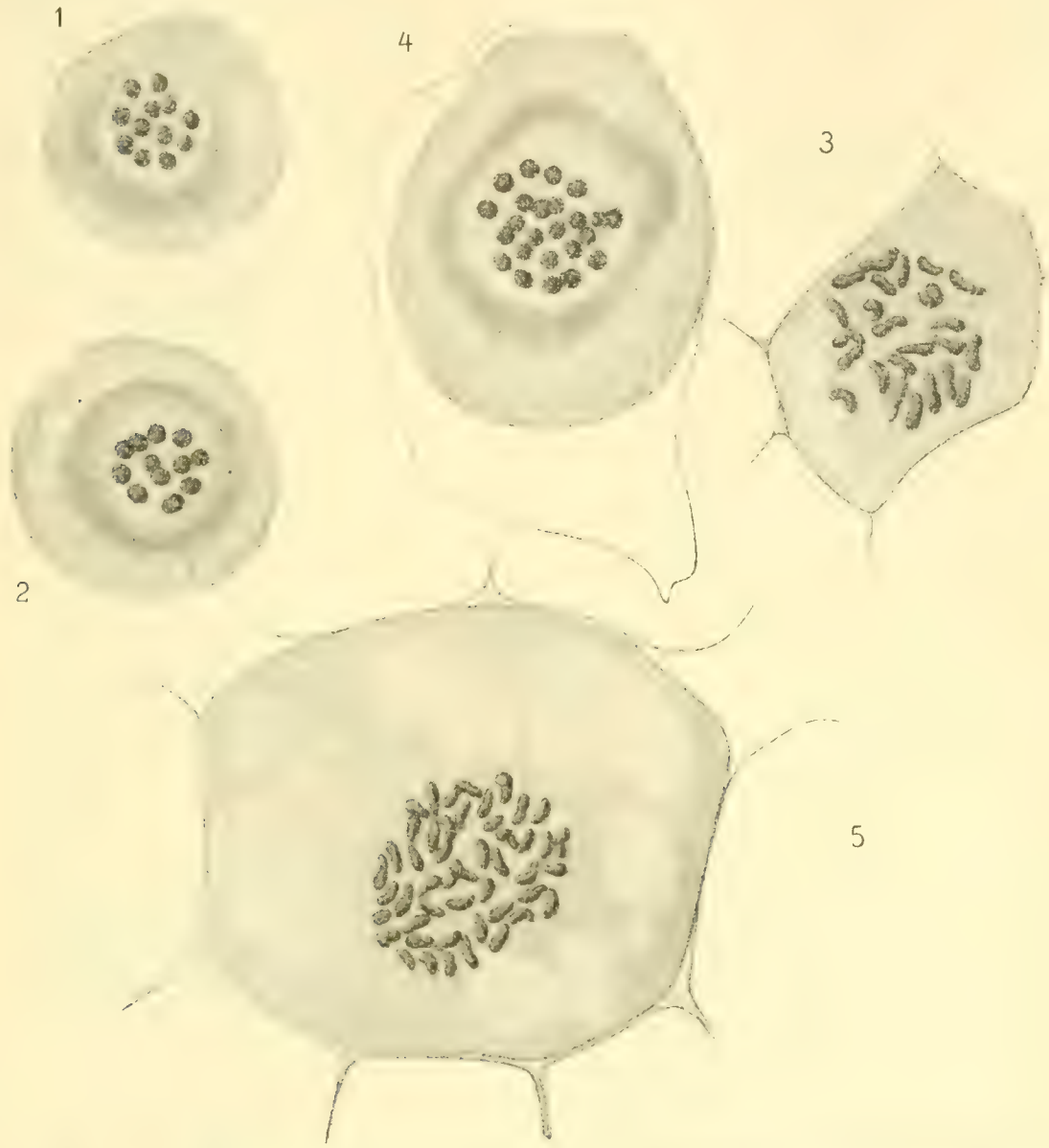



Fig. 159. Kernteilungsbilder von *Solanum lycopersicum typus* und *gigas*. *1* und *2* Kernplatten der ersten Reduktionsteilung in Pollenmutterzellen von *S. lyc. typus* mit 12 Chromosomen; *3* Kernplatte einer somatischen Mitose (Rindenzelle einer Adventivwurzel) von *S. lyc. typus* mit 24 Chromosomen; *4* Pollenmutterzelle der *Gigas*-Form, in der Äquatorialplatte der ersten Teilung 24 Chromosomen; *5* Kernplatte einer somatischen Mitose (Rinde einer Adventivwurzel) der *Gigas*-Form, Stadium der Äquatorialplatte mit 48 Chromosomen. Aus Winkler (1916, Taf. IV, Fig. 1, 2, 3, 5 und 12).

*Solanum nigrum* und ebenso *S. lycopersicum* kamen bei diesen Versuchen Winklers in sehr konstanten reinen Linien zur Verwendung. „Weder *S. nigrum* noch *S. lycopersicum*, Sorte ‚König

Humbert, mit gelben Früchten' sind mutierende Arten im Sinne von de Vries. Sie sind vielmehr völlig konstant, soweit die Beobachtung reicht." Beide Arten wurden seit 10 Jahren in reinen Linien kultiviert, tausende von Individuen unter Beobachtung gehalten. „Es haben sich niemals auch nur die geringsten Abweichungen gezeigt. Beide Arten bestäuben sich übrigens regelmäßig selbst. Ein Zweifel daran, daß beide Arten bei Aussaat völlig konstant sind, ist demnach nicht möglich." Es handelt sich hier also sicher um die Verdoppelung des diploiden Chromosomensatzes vegetativer Zellen reiner, nicht hybriden Ursprunges verdächtiger Arten. Winklers weitere Angaben liefern daher auch sichere Beiträge zur Beantwortung der Frage, welche Bedeutung einer solchen Chromosomenverdoppelung für die Lösung des Sterilitätsproblemes zukommt. Da liegen nun die Verhältnisse wie folgt:

*S. lycopersicum* weist haploid 12, diploid 24 Chromosomen auf. Bei *S. lycopersicum gigas* sind beide Zahlen verdoppelt, also 24 und 48 (vgl. Fig. 159). Abgesehen von den Unterschieden in der Chromosomenzahl und der Größe der Pollenmutterzellen unterscheiden sich die Vorgänge der Tetraden- und Reduktionsteilung beider Formen im einzelnen nicht stark voneinander. Es erschien Winkler aber auffallend, „daß die Chromosomen bei *S. lycopersicum gigas* die Neigung haben, miteinander zu verkleben, und daß die Zwischenräume zwischen ihnen wesentlich geringer zu sein pflegen als bei der Normalform". Immerhin waren die allermeisten Karyokinesen in diesem Stadium noch durchaus normal und auch die zweite Teilung der Pollenmutterzellen verlief in der Regel noch ohne Störung. Dennoch kam es nach Winkler — wenigstens vom Herbst bis Frühjahr — nur selten einmal zur Ausbildung einiger normaler Pollenkörner. In den reifen Antheren wurde oft nur eine Anhäufung von sehr verschieden großen, leeren Pollenkornhüllen gefunden, zwischen denen nur ganz wenige anscheinend normale und sehr große Körner lagen. Wie Winkler feststellte, können die Störungen auf verschiedenen Stadien der Pollenentwicklung eintreten. „Die beiden Kernteilungen gehen meist noch durchaus normal vor sich, dann aber treten Unregelmäßigkeiten auf, die zum Schwund einer, mehrerer oder aller Zellen der Tetrade, zum Auftreten überzähliger Tetradenzellen usw. führen. Es kann aber auch vorkommen, daß die Pollenmutterzellen schon degenerieren, ehe sie sich zum ersten Male teilen; gelegentlich kann in einzelnen Antheren das ganze sporogene Gewebe schon bald nach seiner Entstehung zurückgebildet werden und kollabieren."

Die Chromosomenzahl von *Solanum nigrum* ist dreimal größer als diejenige von *S. lycopersicum*. Sie beträgt für *S. nigrum typus* haploid 36, diploid 72. Für die *Gigas*-Form wurde entsprechend

72 als Chromosomenzahl der Gameten, 144 als diejenige der somatischen Zellen festgestellt (vgl. Fig. 160). Gleich wie bei *S. lycopersicum gigas* pflegen nun — trotz der abnorm hohen, bei Angiospermen sonst noch nicht festgestellten Chromosomenzahl — auch bei *S. nigrum gigas* die beiden Reduktionsmitosen anscheinend normal

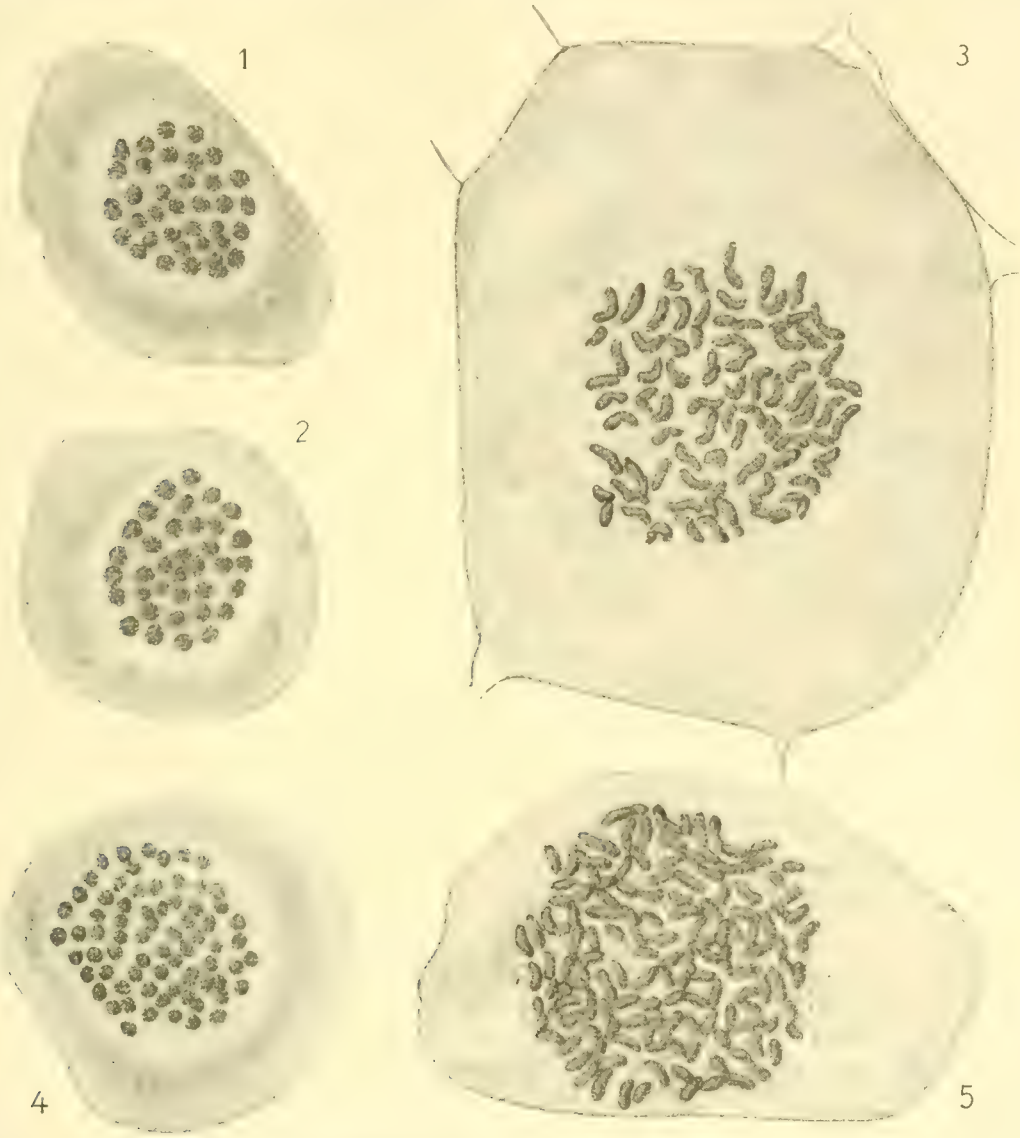



Fig. 160 Kernteilungsbilder von *S. nigrum typus* und *gigas*. *1* und *2* Kernplatten der ersten Reduktionsteilung in Pollenmutterzellen von *S. nigrum typus* mit 36 Chromosomen; *3* Kernplatte einer somatischen Mitose (Rindenzelle einer Wurzel) mit 72 Chromosomen; *4* Pollenmutterzelle der *Gigas*-Form, Äquatorialplatte der ersten Reduktionsteilung mit 72 Chromosomen; *5* Kernplatte einer somatischen Mitose (Zelle aus der innersten Rindenschicht des Griffels) der *Gigas*-Form, Äquatorialplatte mit 144 Chromosomen. Aus Winkler (1916, Taf. VI, Fig. 1, 2, 3, 6, 9).

zu verlaufen. Gelegentlich zeigten sich allerdings auch Abnormitäten. Als eine solche wird z. B. eine Pollenmutterzelle mit abnormem Verlauf der zweiten Teilung abgebildet. Anstatt der zu erwartenden Anzahl von 72 Chromosomen haben die beiden Kern-

platten eine sehr verschiedene Anzahl von Chromosomen erhalten: die eine umfaßt nur 7 Chromosomen, die andere enthält den ganzen Rest der 144 Chromosomen. Solche und ähnliche Degenerationserscheinungen sind nach Winkler „in den Antheren des *S. nigrum gigas* außerordentlich häufig, und zu einer völlig normalen Ausbildung des gesamten Pollens kommt es überhaupt nicht. Nur als gelegentliche Ausnahme findet sich einmal ein fertig ausgebildetes Pollenkorn mit anscheinend normalem Plasmainhalt".

Die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen und ihrer Embryosäcke ist für beide *Gigas*-Formen noch nicht untersucht. Die vorgenommenen Bestäubungsversuche haben, vor allem bei *S. nigrum gigas,* nur eine geringe Fertilität ergeben. Während die Stammart *S. nigrum* vollkommen fertil ist und infolge der regelmäßig eintretenden Selbstbestäubung sich fast jede Blüte zu einer zahlreiche Samen bergenden Frucht ausbildet, ist die *Gigas*-Form während der 1916 beschriebenen Versuche Winklers beinahe völlig steril geblieben. Die meisten Früchte waren taub oder enthielten nur einige wenige, halb verkümmerte Samen. Da beim Nachtschatten die Fruchtgröße nachweislich von der Samenzahl abhängt, sind die Früchte der *Gigas*-Form kleiner als diejenigen der Normalform, mit welchen sie sonst die typische Gestalt und Farbe teilen. In einer einzigen der während des Winters 1915/16 entstandenen Früchte von *S. nigrum gigas* war ein Same zur fertigen Ausbildung gekommen. Er war etwas größer als die Samen der Stammform und erwies sich als keimfähig. Aus der ganzen Gestaltung der Keimpflanze, die cytologisch noch nicht untersucht war, schließt Winkler, daß sie zur tetraploiden Form gehört, die demnach samenbeständig sein wird.

Unter den günstigeren Kulturbedingungen im Frühling und Frühsommer setzten alle *Gigas*-Pflanzen von *S. nigrum* zahlreiche Früchte an und zwar, wie Winkler schreibt, „zumeist hervorgegangen aus Blüten, die ich mit Gigas-Pollen bestäubt habe. Auch bei Rückkreuzung mit dem typischen *S. nigrum* setzen die Gigas-Blüten rasch an". Von denjenigen Blüten, die nicht künstlich bestäubt wurden, fruchtete ungefähr der dritte Teil. Die Zahl der Samen blieb auch in diesen Früchten gering. Aus 20 Früchten wurden 36 Samen geerntet, die alle keimfähig waren und Keimlinge der *Gigas*-Form erzeugten.

Von *S. lycopersicum gigas* besaß Winkler im Frühsommer 1916 noch keine reifen, wohl aber zahlreiche in Entwicklung begriffene Früchte. Auch hier hatte die künstliche Bestäubung Erfolg, um so mehr, als der Pollen der *Gigas*-Form bei den späteren Versuchen bis etwa zu 5% gut entwickelte Körner aufwies. Ebenso führte die Rückbestäubung der *Gigas*-Blüten mit dem Pollen der diploiden Form zu raschem Fruchtansatz.

Die Winklersche Studie von 1916 trägt in einzelnen Abschnitten noch stark den Charakter der vorläufigen Mitteilung. Sicher werden seine weiteren Arbeiten auch die Kenntnis der Fortpflanzungs- und Fertilitätsverhältnisse der experimentell erzeugten *Gigas*-Formen bedeutend erweitern. Schon jetzt aber steht fest — und das kommt an dieser Stelle einzig in Betracht, daß wenigstens bei den untersuchten *Solanum*-Arten mit der auf vegetativem Wege erreichten Chromosomenverdoppelung nicht Sterilität, sondern eine, wenn auch in der ersten Generation sehr beschränkte Fertilität verbunden ist. Ferner hat sich als sicher ergeben, daß der Grad der Fertilität ein wechselnder ist — und vergleichbar demjenigen der Bastarde — in starkem Grade von der Lebenslage und wohl auch vom Lebensalter und der vegetativen Kraft der zur Blüte kommenden Pflanzen abhängig ist. Ungünstige Vegetationsbedingungen, Lichtmangel während der Winterszeit, haben die Fertilität des Pollens und wohl auch die Entwicklung der Samenanlagen ungünstig beeinflußt und damit den Fruchtansatz beider *Gigas*-Formen herabgesetzt. „Seit mit dem Eintritt hellerer Witterung sich die Vegetationsbedingungen für unsere Pflanzen wesentlich gebessert haben, sind nun auch diese Pollen-Degenerationserscheinungen nicht mehr so stark vorhanden. Es kommt öfters zur Ausbildung von — immerhin vereinzelten — Pollenkörnern, die normal zu sein scheinen", heißt es für *S. lycopersicum gigas*. Auch für *S. nigrum gigas* wird ähnliches konstatiert: „Nur als gelegentliche Ausnahme findet sich einmal ein fertig ausgebildetes Pollenkorn mit anscheinend normalem Plasmainhalt. Wenigstens war das während des ganzen Winters der Fall. Seit Beginn des lebhaften Wachstums in diesem Frühjahr finden sich viel häufiger normal aussehende Pollenkörner vor." An anderer Stelle wird deren Anteil an der Zusammensetzung des Pollensackinhaltes zu ungefähr 5% angegeben. Nicht ausgeschlossen ist, daß sich die Fertilität in der aus Samen gezogenen Nachkommenschaft dieser *Gigas*-Formen erhöhen wird.

Nach Winklers Auffassung sind die von ihm erzeugten *Gigas*-Formen „den diploiden gegenüber durch ihre hochgradige Sterilität und vielleicht auch einige andere Eigenschaften in entschiedenem Nachteil, so daß sie trotz ihres Riesenwuchses in der freien Natur kaum dauernd erhaltungsfähig wären. Es ist kaum zu bezweifeln, daß für noch höher polyploide Formen das gleiche gilt und weiteres hinzukommt". Dieser Ansicht ist gewiß in der Hauptsache zuzustimmen. Winklers *Gigas*-Formen von *Solanum*-Arten zeigen in ihren Fortpflanzungsverhältnissen mehrfache Anklänge an das Verhalten der apospor entstandenen bivalenten und besonders der tetravalenten Laubmoose. So ist also auch zu erwarten, daß seine neuen Rassen, insbesondere

diejenigen des schon im Typus ungewöhnlich chromosomenreichen *S. nigrum*, mit jeder weiteren Steigerung der Chromosomenzahl, also z. B. bei Hexaploidie oder Oktoploidie völlig steril würden. Dagegen ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß *S. lycopersicum* und Arten mit noch niedrigeren Chromosomenzahlen Verdoppelung oder eine noch weitergehende Vervielfachung ihres eigenen Chromosomensatzes ohne ebenso weitgehende Schädigung in ihrer Fortpflanzungssphäre ertragen könnten. Vorderhand aber sind solche absolut sterile Formen durch das Mittel der Verdoppelung oder Vervielfachung des diploiden Chromosomensatzes im Gefolge von Regenerationserscheinungen noch nicht erzeugt. Die Möglichkeit ihrer Entstehung soll aber in keiner Weise angezweifelt werden, im Gegenteil scheint mir die Bildung völlig steriler, sich aber vegetativ selbsttätig reproduzierender Formen auf dem von Winkler eröffneten Wege durchaus im Bereich des Möglichen zu liegen. Sie würde verwirklicht, wenn es in Zukunft z. B. gelingen sollte, *Solanum tuberosum* oder andere knollenbildende Formen auf demselben Wege tetraploid oder in noch höherem Grade polyploid zu erhalten. Es ist zu erwarten, daß solchen Arten auch bei weitgehenden Störungen im äußeren oder inneren Aufbau und bei völliger Sterilität der Sexualorgane die Fähigkeit zur Knollenbildung in gleichem oder vielleicht noch in verstärktem Maße erhalten bliebe. Damit wäre dann auf experimentellem Wege eine völlig sterile und sich ausschließlich auf vegetativem Wege natürlich erhaltende Kulturpflanze erzeugt. Auch wenn solchen Experimenten ein voller Erfolg beschieden sein sollte, ist damit kein Beweis gegen die Auffassung der Bastardierung als der Hauptursache von Sterilität und Apogamie im Pflanzenreich gegeben. Die Fragen, ob ähnliche Vorgänge der Chromosomenverdoppelung auf vegetativem Wege auch in der Natur zur Entstehung neuer Formen führen, ob eventuell solche Vorgänge als Ursache stark variierender Chromosomenzahlen innerhalb einzelner Verwandtschaftskreise gelten und Anteil haben könnten am Zustandekommen konstant steriler oder sogar ovoapogamer Formen[1]), werden wohl

[1]) Eine eingehende vergleichend-cytologische Untersuchung der Reduktions- und Tetradenteilung der Embryosackmutterzellen sowie der Embryosackentwicklung von *S. lycopersicum gigas* und *S. nigrum gigas* steht noch aus. Bis ihre Ergebnisse vorliegen, könnte angenommen werden, daß die gelegentliche Samenbildung dieser Formen auch auf dem Ausfall von Reduktion und Befruchtung beruhen, also ovogene und durch Pollenreizwirkung induzierte Apogamie vorliegen könnte. Ist dies nicht der Fall, wird die künftige Untersuchung vielmehr die Durchführung der Reduktion auch in den Makrosporenmutterzellen, das Vorkommen diploider Pollenkorn- und Eikerne, den Eintritt der Befruchtung bestätigen, so bilden die tetraploiden *Solanum*-Formen wohl einen der schönsten indirekten Beweise für unsere Hypothese vom hybriden Ursprung der im Vergleich zu den sexuellen Verwandten tetraploidkernigen Apogamen.

auch durch die künftigen Untersuchungen kaum bejaht. Die Winklerschen Versuche lassen erkennen, daß die Entstehung der tetraploiden *Solanum*-Formen wenigstens vorläufig nur unter Bedingungen erfolgt, die in der Natur kaum je realisiert sein dürften. Sie sind zwar als adventive Bildungen, aber trotz der Untersuchung unzähliger Sprosse erst dreimal und nicht einmal rein, sondern als Komponenten von Chimären entstanden. Die zu ihrer Entstehung geeigneten Bedingungen scheinen nur an Pfropfstellen gegeben zu sein. Adventivsproßbildung an gewöhnlichen Dekapitationsstellen führte bis jetzt zu keinem positiven Resultat. In der Natur aber sind wohl nur dieser letzteren Versuchsanstellung ungefähr gleichkommende Schädigungen und Neubildungen an regenerationsfähigen Pflanzenteilen zu erwarten.

### 3. Sterilität als Folge einer Chromatindiminution?

Wie Chromatinvermehrung scheint auch eine Chromatinverminderung oder ein Ausfall von Chromosomen als Ursache oder Begleiterscheinung von Sterilität in Frage kommen zu können. Bis jetzt sind allerdings erst wenige Beobachtungen gemacht worden, welche in diesem Sinne gedeutet werden können. Am positivsten ist in letzter Zeit Delaunay (1915) für die Existenz von Beziehungen zwischen Chromatinverlust und Sterilität eingetreten. Er fand unter den von ihm untersuchten *Muscari*-Arten eine Reihe von Formen, innerhalb welcher ein allmählicher Rückgang in der Ausbildung fertiler Blüten zu beobachten war. Diese Reihe endigte mit dem völlig sterilen *M. comosum monstruosum*[1]), einer in Gärten gelegentlich kultivierten Mißbildung, bei welcher alle oder fast alle Blüten des verzweigten Blütenstandes unfruchtbar sind.

Die cytologische Untersuchung ergab für sämtliche Formen der Reihe die gleiche Anzahl von 18 Chromosomen in den somatischen Kernteilungen. Dennoch ließen sich die Kernplatten der einzelnen Arten nicht weniger leicht voneinander unterscheiden als wenn sie verschiedene Chromosomenzahlen aufgewiesen hätten. Die Unterscheidungsmerkmale bestanden darin, daß die Chromosomen dieser Kernplatten gegliedert sowie mehr oder weniger lang und breit waren, einzelne derselben auch Satelliten oder Trabanten aufwiesen.

„Trabanten"- oder „Satelliten"-Chromosomen sind zuerst von Nawaschin (1912) beschrieben worden. Er gab ihr Vorkommen

[1]) In den Blütenständen von *Muscari comosum* sind die oberen und zentralen Blüten hellgefärbt, aber rudimentär. In der Kultur steigt, wie Darwin schrieb (1868, II. S. 419), die Tendenz zum Abortieren nach unten und außen und alle Blüten werden rudimentär. Immerhin bleiben auch in diesem Falle die abortiven Staubblätter und Pistille der unteren Blüten größer als in den oberen Blüten desselben Blütenstandes.

an für die sich teilenden Kerne in den Wurzelzellen von *Galtonia candicans* und *Muscari tenuiflorum*. Die Satelliten unterscheiden sich von den übrigen Chromosomen durch äußerst geringe Größe und eigenartiges Verhalten während der Teilung des Kerns. Jeder Satellit ist in der Metaphase der Kernteilung durch einen dünnen Faden mit einem Autochromosom verbunden und spaltet sich wie letzteres. In der Anaphase folgen die Tochtertrabanten den Tochterchromosomen, mit denen sie ebenfalls durch Fäden verbunden sind. In den Prophasen sollen sie sich auf der Oberfläche des Nukleolus wahrnehmen lassen, in den Reduktionsteilungen mit ihren Autochromosomen verschmelzen.

Seither sind ähnliche Bildungen bei der unter Nawaschins Leitung entstandenen Untersuchung von Tschernoyarow (1914) in den Kernen von *Najas major* und nun von Delaunay bei weiteren Vertretern der Gattung *Muscari* festgestellt worden.

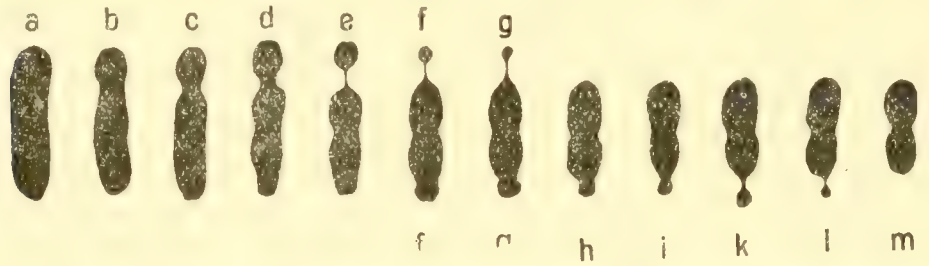



Fig. 161. Schema des phylogenetischen Prozesses der Größenabnahme der Chromosomen bei *Muscari*. Entstehung und Verschwinden der Satelliten- oder Trabantenchromosomen. Nach Delaunay (1915, S. 51, Fig. 2).

Parallel laufend mit der fortschreitenden Reduktion in der Fertilität ließ sich bei diesen eine immer deutlicher hervortretende Rückbildung bestimmter Chromosomenpaare feststellen. Das Endglied der Reduktionsreihe, *M. comosum monstruosum*, hatte die kürzesten Chromosomen. Etwas weniger sterile Formen wiesen entsprechende Chromosomenpaare mit Satelliten auf, andere zeigten längere Chromosomen mit einer deutlichen Einschnürung und die normalsten Glieder der Reihe hatten überhaupt längere und breitere Chromosomen. Delaunay nimmt an, daß bei der Entstehung der von ihm festgestellten Formenreihe eine allmähliche Abtrennung und ein nachfolgendes Verschwinden von bestimmten Chromosomenteilen und damit eine Verkürzung der Chromosomen erfolgt sei. Chromosomen mit Trabanten, wie sie bei einigen Arten beobachtet werden konnten, sind dabei als Übergangsstadien zwischen längeren und kürzeren Chromosomen aufgetreten. Über die Ursache des von ihm angenommenen „processus phylogénétique de la réduction caryologique“ und des nebenhergehenden oder davon abhängigen Verlustes

fertiler Blüten macht Delaunay keine Mitteilungen. Seine Annahme, daß ein solcher Vorgang im Organismenreich weit verbreitet sei, bedarf wohl, wenigstens auf botanischem Gebiet, der Erhärtung durch weitere Untersuchungen. Vorderhand kommt Chromatindiminution — es sei denn eine solche in der Nachkommenschaft von

Fig. 162. Kernplatte somatischer Teilungen einiger *Muscari*-Arten mit abnehmender Größe einzelner Chromosomenpaare. *1 M. comosum Mill., 2 M. tenuiflorum Tausch., 3 M. monstruosum Mill.* Nach Delaunay (1915, Taf. I, Fig. 1—3, Vergr. 2800/1).

Hybriden — wohl nicht als Ursache konstanter oder erblicher Sterilität ernstlich in Frage.

## III. Der Einfluß abgeänderter Lebensbedingungen auf die Ausbildung der Sexualzellen und die Fertilität.

Die Fertilität der einzelnen Individuen einer jeden Pflanzenart ist verschieden. Sie ist abhängig von ihrer Lebenslage. Bestimmte Kombinationen äußerer Bedingungen lassen eine reichliche Fortpflanzung zu, andere vermindern die Fertilität und für jeden Organismus sind auch Bedingungen denkbar, unter denen er ausschließlich vegetativ bleibt. Am einfachsten ist die Abhängigkeit des vegetativen Wachstums, der ungeschlechtlichen sowie der geschlechtlichen Fortpflanzung von der Lebenslage bei niederen Formen zu übersehen, und Klebs (1896) hat in seinem schon mehrfach angeführten Werk für eine ganze Anzahl von Algen und Pilzen die Bedingungen der Fortpflanzung festgestellt. In seinen späteren Studien an *Sempervivum* (vgl. 1905 u. 1913 b) hat er sich zum Ziel gesetzt, die Bedingungen für das Wachstum, die vegetative Vermehrung durch Tochterrosetten, sowie für die geschlechtliche Fortpflanzung in Form der Blütenstände herauszufinden. Seine Bemühungen haben zum gleichen Ergebnis geführt wie die Untersuchung von Algen und Pilzen. Jeder der genannten Entwicklungsvorgänge von *Sempervivum* steht in einem andersartigen

Verhältnis zur Außenwelt. „Man kann mit Hilfe der Kenntnis der notwendigen Faktoren durchaus bestimmen, wie die Entwicklung stattfindet. Es gelingt, die Rosetten jahrelang für sich wachsen zu lassen ohne Bildung von Tochterrosetten oder mit zeitweiliger Bildung von solchen, aber ebenso kann man die Bildung der Infloreszenz mit ihren Blüten hervorrufen.“ Damit ist gezeigt, daß auch an einjährigen und ausdauernden Blütenpflanzen die Blüten- und Fruchtbildung unterdrückt und das vegetative Wachstum erhalten werden kann. Die Möglichkeit ist also vorhanden, gewisse Pflanzen im Experiment über unbeschränkte Zeit, d. h. innerhalb der Lebenszeit eines Forschers, im vegetativen Zustande zu erhalten und den Einfluß der erzwungenen Sterilität auf das Fortpflanzungsvermögen festzustellen.

Kombinationen von Außenbedingungen, die Sterilität einzelner Pflanzenarten im Gefolge haben, können auch in der Natur verwirklicht sein und lokal zu steril bleibenden Populationen führen. Daher stellt sich die Frage zur Beantwortung, welchen Einfluß länger andauernde Unterdrückung der Fortpflanzung auf die Fähigkeit zur sexuellen Fortpflanzung und den Verlauf ihrer einzelnen Prozesse ausübt. Für die Entstehung erblicher Sterilität infolge einer solchen Unterdrückung der sexuellen Fortpflanzung wären verschiedene Möglichkeiten, jede für sich allein oder in verschiedenem Grade mit einander kombiniert denkbar: so z. B. Entstehung erblicher Sterilität infolge gänzlichen Verlustes der Fähigkeit zur Erzeugung von Sexualorganen resp. fertiler Sprosse bei höheren Pflanzen, ferner Eintritt von Störungen in der Ausbildung der Sporen- und Sexualzellen, die Sterilität bedingen. Was für Anhaltspunkte für die Annahme solcher Entstehungsweisen der Sterilität sind nun vorhanden?

### 1. Störungen in der Sporen- und Gametenbildung durch direkte Beeinflussung.

Um die Bedeutung äußerer Einwirkungen für das Sterilitätsproblem festzustellen, seien zuerst die Abweichungen angeführt, welche durch künstliche Veränderung der Außenbedingungen bei normal geschlechtlichen Arten erreicht worden sind. Einzelne derselben führen zur Entstehung von Abnormitäten in der Teilung der Sporen- und Pollenmutterzellen, ähnlich denen, die bei Hybriden festgestellt worden sind. In dieser Richtung sind namentlich die Wirkungen chemischer Substanzen sowie gewisser Strahlen ausprobiert worden.

So hat z. B. Körnicke (1905, S. 409) gezeigt, daß die Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* durch Bestrahlung mit Röntgen- oder Radiumstrahlen starke Störungen in der Vorbereitung zur

heterotypischen Teilung und im späteren Verlauf der Reduktions- und Tetradenteilung erfahren. Eine Anzahl der beobachteten Anomalien, Zurückbleiben einzelner Chromosomen oder Chromosomenpaare in der Teilungsebene, Bildung von „Sonderkernen", überzähliger Tetraden usw., sind in gewisser Hinsicht denjenigen der Apogamen, der sterilen Hybriden und der parthenokarpen Pflanzen zur Seite zu stellen. Möglich wäre, daß bei solchen Bestrahlungs-Versuchen, ähnlich wie bei den nachfolgend zu besprechenden Narkose-Versuchen, Pollenkörner mit abgeänderter Chromosomenzahl der Kerne entstehen, die trotzdem keim- und zeugungsfähig sind. Auf genügend breiter Basis und mit passenden Versuchsobjekten angestellt, könnten solche Versuche ebenfalls zur Erzeugung von Pflanzen mit abgeänderter Chromosomenzahl führen. Ferner werden sich im Pflanzenreich auch Objekte finden lassen, an denen mit Aussicht auf Erfolg ähnliche Versuche auszuführen sind, wie sie im Berliner anatomisch-biologischen Laboratorium von O., G. und P. Hertwig (vgl. P. Hertwig 1917) vorgenommen werden. Befruchtung von Eiern mit artfremdem, radiumbestrahltem Sperma führt zur Erzeugung „falscher Bastarde", d. h. haploid-, oder diploidparthenogenetischer Entwicklung haploid-, oder diploidkerniger Eizellen. Ausgewachsene, geschlechtsreife Tiere sind bis jetzt aus den durch Röntgen- und Radiumstrahlen beeinflußten Sexualzellen noch nicht herangezogen worden. Für alle Fälle ist zu erwarten, daß bei solchen Versuchen zwar wohl eine verschiedenchromosomige Nachkommenschaft erzeugt werden kann, diese dagegen, sofern ihre Entstehung nicht mit einer wirklichen Bastardierung eingeleitet worden ist, keine prinzipielle Änderung in

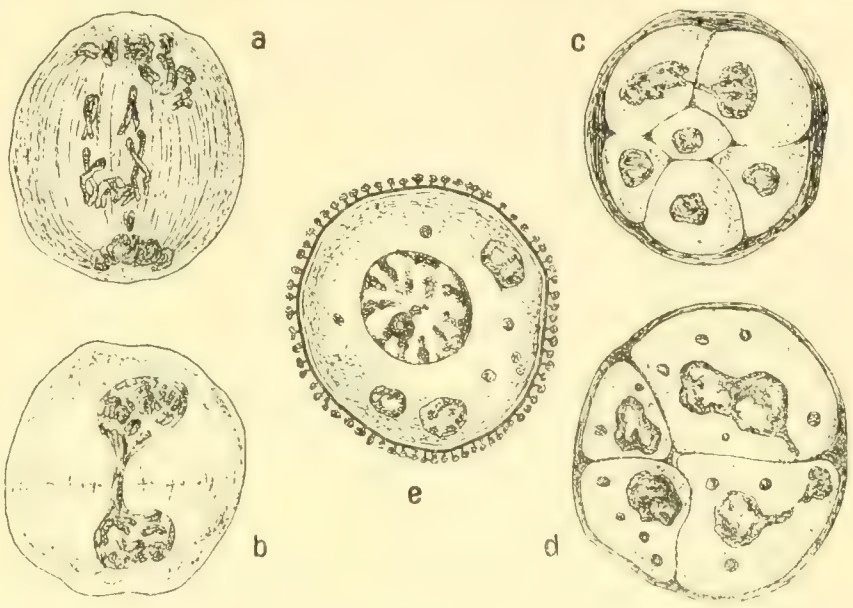



Fig. 163. Durch Radiumbestrahlung erzeugte abnorme Kern- und Zellteilungsfiguren im Verlaufe der Pollenbildung von *Lilium Martagon*. *a* und *b* Verzögerung in der dizentrischen Wanderung der Chromosomen im heterotypen Teilungsschritt und Einleitung zur Bildung von Sonderkernen; *c* und *d* Pollentetraden mit überzähligen Zellen oder unregelmäßig verteilter Kernmasse, *e* Pollenkorn mit großem progamem Kern und mehreren Sonderkernen. Nach Körnicke (1905, Taf. 18, Fig. 11, 12, 15, 20 und 21).

der Fortpflanzung zeigen wird. Sie wird also eventuell partielle oder totale Sterilität, dagegen keinen der unter Apogamie zusammengefaßten abgeleiteten Fortpflanzungsvorgänge aufweisen.

Ähnliche Ergebnisse sind auch durch chemische Beeinflussung, vor allem durch Einwirkung von Narkotica erhalten worden. Erste Angaben hierüber sind ungefähr gleichzeitig von Nemec (1906) und Woycicki (1906) veröffentlicht worden. Sie wurden durch spätere Untersuchungen von Nemec in wichtigen Punkten korrigiert und ausgebaut. Er berichtet 1910 über den Einfluß des Chloroformierens auf die Pollenmutterzellen von *Taxus baccata, Larix decidua, Lilium candidum* und die Sporenmutterzellen von *Equisetum limosum.* Besonders eingehend sind die Veränderungen im Entwicklungsverlauf der Pollenmutterzellen und der Pollenkörner von *Larix decidua* untersucht worden. Über diese allein wird hier kurz referiert.[1]) Was die Versuchstechnik von Nemec anbetrifft, sei auf seine ausführliche Beschreibung (1910, S. 193) verwiesen. Je nach dem Entwicklungsstadium der generativen Teile bei Beginn der Narkose handelt es sich dabei um eine Beeinflussung der beiden Reduktions- und Tetradenteilungsschritte der Pollenmutterzellen oder um die Beeinflussung der aus normal verlaufener Tetradenteilung hervorgegangenen Pollenzellen in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung. Durch mehrmalige Wiederholung der Narkose wurden kombinierte Modifikationen von Tetraden- und Reduktionsteilung und der aus dieser hervorge-

[1]) In den Pollenmutterzellen von *Larix* werden die Reduktions- und Tetradenteilungen im normalen Verlauf derart ausgeführt, daß zuerst die beiden heterotypischen Kernteilungen erfolgen und erst nachher die Mutterzelle simultan in vier Enkelzellen, die Pollenzellen, zerlegt wird. Die Pollenkörner von *Larix* zeigen, wie diejenigen der meisten anderen Gymnospermen, ein streng vorausbestimmtes Verhalten. Ihre Fähigkeit zu weiterer Differenzierung und weiterem Wachstum ist etwas weniger eng begrenzt als bei den Angiospermen. Im Entwicklungsgang des einzelnen Pollenkornes finden nämlich normalerweise folgende weiteren Teilungen statt. Es zerfällt durch einen ersten Teilungsschritt in eine kleine bikonvexe Zelle, die der Wand einseitig anliegt und als vegetative Prothalliumzelle gedeutet wird. Ihr Inhalt wird bald stark lichtbrechend, ihr Kern undeutlich, der Zellraum flacht sich ab. Wenn diese Zeichen der Degeneration sich eingestellt haben, folgt der zweite Teilungsschritt der großen Pollenkornzelle und liefert eine zweite, ähnliche Zelle an derselben Stelle wie die erste. Auch sie fällt demselben Schicksal anheim, worauf die große Zelle sich nochmals teilt und einer dritten, weit größeren und stärker vorgewölbten Innenzelle (der Antheridiumzelle) den Ursprung gibt. Diese setzt an derselben Wandstelle an wie die beiden ersten, während dagegen ihr vorgewölbter Innenkörper der Längsachse des inzwischen elliptisch gewordenen Pollenkornes nachfolgt. Die beiden ersten Zellen schrumpfen schließlich so zusammen, daß sie nur noch wie Spalten in der Wandung des Pollenkornes erscheinen. Die Antheridiumzelle dagegen bleibt erhalten und teilt sich in eine niedrigere, der Wand zugekehrte Stiel- oder Wandzelle und eine höhere, von ihr abgekehrte Körperzelle. Während der Schlauchbildung teilt sich die Körperzelle nochmals in zwei Zellen, welche die generativen Zellkerne ür die Befruchtung liefern.

gangenen Pollenkörner erreicht. Im einen wie im anderen Falle kam es zur Einstellung begonnener Kern- und Zellteilungen, zur Entstehung zwei- und mehrkerniger Zellen, zum Eintritt von Kernverschmelzungen, sowie zu zahlreichen weiteren Abnormitäten, die für unsere Fragestellung von geringerem Interesse sind.

Einfache und wiederholte Narkose während des Verlaufes der Tetraden- und Reduktionsteilung führte zur

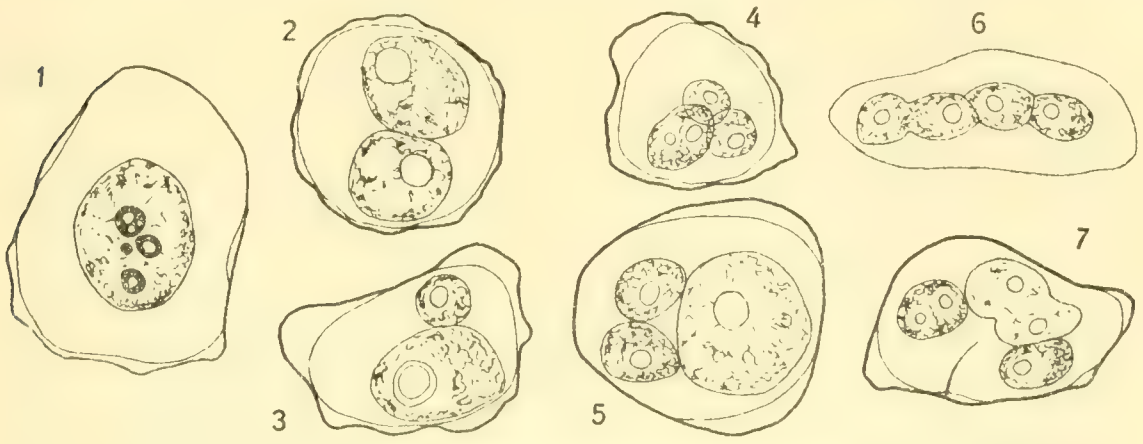



Fig. 164. Pollenmutterzellen aus einer achtmal chloroformierten und nach 15 Stunden fixierten Blüte von *Larix decidua*. *1* ungeteilte, einkernige Pollenmutterzelle, mit einer Pollenhaut umgeben; *2—6* zwei- bis vierkernige Pollenmutterzellen, zum Teil mit Pollenhäuten umgeben, die großen Kerne aus nachträglicher Verschmelzung vorher entstandener Tetradenkerne hervorgegangen; *7* vierkernige Pollenmutterzelle durch eine Membranlamelle unvollständig geteilt, zwei Kerne in Verschmelzung begriffen. Nach Nemec (1910, aus Fig. 98 und 99).

Entstehung folgender irregulärer Zwischen- und Endstadien derselben:

Pollenmutterzellen, ungeteilt, mit zwei verschmelzenden Kernen,

Pollenmutterzellen, ungeteilt, mit zwei oder mehr freien Kernen,

Pollenmutterzellen, ungeteilt, von einer Pollenmembran umgeben, mit 2—3 meniskenartigen (Prothallium-)Zellen und einer antheridialen Zelle,

Pollenmutterzellen mit einer meniskenartigen Zelle und mehreren Kernen im übrigen Plasma,

Pollenmutterzellen mit einer meniskenartigen Zelle und mehreren Scheidewänden im übrigen Zellraum,

Pollenmutterzellen in zwei große Zellen geteilt, welche je mit einer Pollenmembran umgeben sind und 1—2 meniskenartige Zellen sowie eine generative Zelle besitzen,

Pollenmutterzellen in fertige Tetraden geteilt.

Durch Chloroformnarkose schon in Teilung begriffener oder sich eben zur Teilung vorbereitenden Pollenmutterzellen werden also Zellen erzeugt, die mit einer Pollenmembran versehen sind und deren ver-

schiedene Größe und Lagerung dafür sprechen, daß sie teils ganzen Pollenmutterzellen, teils deren Hälften oder Vierteln entsprechen. Besonders zahlreich wurden Pollenzellen gefunden, die durch einmalige Teilung von Pollenmutterzellen entstanden waren. Sie waren sehr häufig zweikernig und hie und da mit einer ringartigen Scheidewandanlage versehen, die unvollendet blieb. Andere waren in der Mitte eingeschnürt und zuweilen auch mit einem hantelförmigen Kern versehen.

Fast ebenso mannigfaltig sind die Störungen, welche Narkose während des Verlaufes der Pollenentwicklung zur Folge

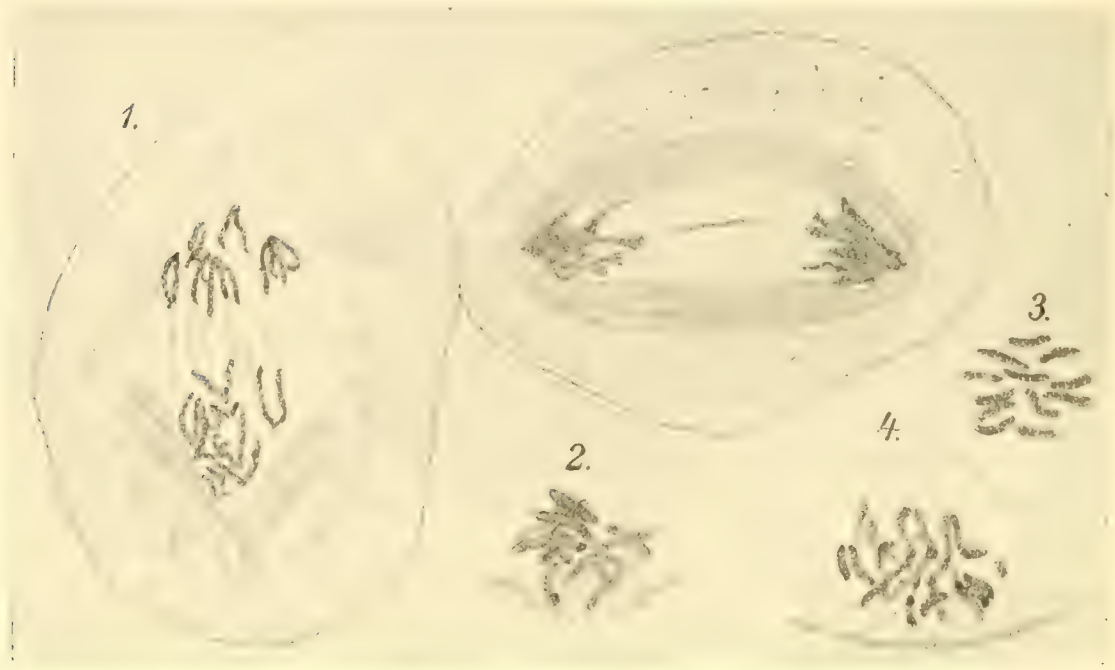



Fig. 165. Kernteilungen in Pollenmutterzellen und Pollenkörnern chloroformierter Blüten von *Larix decidua*. *1* Teilungen in zweimal chloroformierten und nach 24 Stunden fixierten Pollenmutterzellen; *2* und *3* haploide, *4* diploide Teilungsfigur in Pollenkörnern aus viermal chloroformierten und nach 24 Stunden fixierten Staubblättern. Nach Nemec (1910, Taf. III, Fig. 59, 70—73).

hat. Auch diejenigen Pollenzellen, die aus mehr oder weniger tiefgreifend beeinflußten Mutterzellen hervorgehen, sind weiter entwicklungsfähig. Sie zeigen aber zahlreiche weitere Anomalien, die für unsere Betrachtung weniger wichtig sind. Dagegen ist zur Prüfung der Frage, ob die durch chemische Beeinflussung der Pollenentwicklung hervorgerufenen Abnormitäten zur experimentellen Erzeugung von Formen mit abweichenden Chromosomenzahlen Verwendung finden könnten, das Verhalten der Chromosomen während der anormalen Teilungen zu berücksichtigen.

Die haploide Chromosomenzahl von *Larix decidua* (vgl. auch Tischler, 1915, S. 187) ist 12, die diploide Zahl 24. Demgemäß

werden bei den normalen Teilungen der Pollenmutterzellen 12 Gemini aus längsgespaltenen Chromosomen, also 12 Vierergruppen, festgestellt. Als Unregelmäßigkeiten im ersten oder im zweiten Teilungsschritt fand nun Nemec:

Verspätung einzelner sich trennender Chromosomen,

unregelmäßige Verteilung der Vierergruppen in der heterotypischen Teilungsfigur, Verklebung von zwei oder mehr Vierergruppen zu großen und unregelmäßigen Chromatinklumpen,

Auflösung der scheinbar zweimal längsgespaltenen Gemini der Mutterzellen in ihre Elemente, d. h. die Längshälften einfacher Chromosomen und Bildung von Teilungsfiguren mit Äquatorialplatten, die 24 einfache, längsgespaltene Chromosomen oder 48 Chromosomenhälften aufweisen. Damit tritt an Stelle einer allotypischen eine typische Kernteilung.

Besonders wichtig ist, daß gelegentlich durch Chloroformnarkose die allotypischen Teilungen in Pollenmutterzellen ganz unterdrückt werden und letztere direkt zu Pollenkörnern werden. In der Regel ist dieser Vorgang verbunden mit einem Ausfall der Reduktion und daher geeignet, als Ausgangspunkt zur Bildung diploider Gametophyten zu werden. „Die ungeteilten Pollenmutterzellen", schreibt Nemec (1910, S. 208), „die sich mit einer Pollenhaut umgeben, erfahren später Teilungen, welche meistens gerade so verlaufen, wie in einem normalen Pollenkorn", d. h. es werden zunächst die beiden degenerierenden Prothalliumzellen gebildet, hernach die Antheridialzelle, welche sich in Stiel- und Körperzelle teilt. „Leider ist es mir nicht gelungen, die erste Teilungsfigur in diesen Pollenkörnern zu Gesicht zu bekommen. Das wäre nämlich darum interessant, weil vielleicht die verhinderten Reduktionsteilungen erst jetzt vollbracht werden könnten. Sie können ja auch bei der Entwicklung

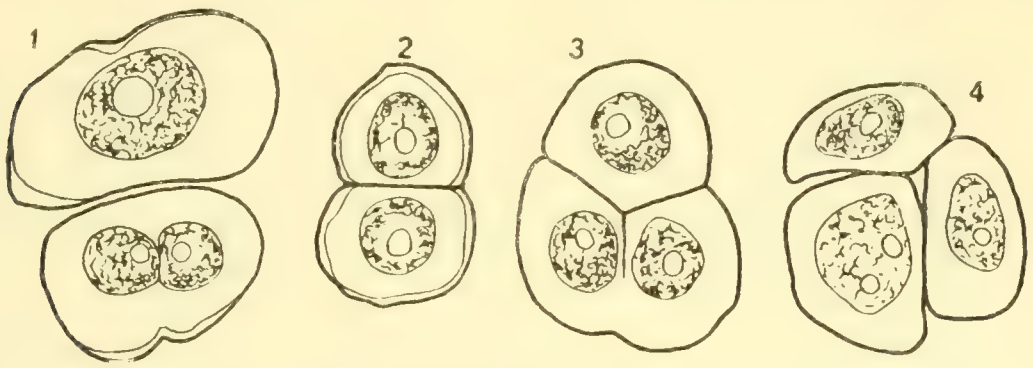



Fig. 166. Unvollständige Tetradenteilung von Pollenmutterzellen (aus derselben Blüte von *Larix decidua* wie die Stadien von Fig. 164). *1* und *2* Pollenmutterzelle in zwei Tochterzellen geteilt; *3* Pollentetrade mit einer unvollendeten Scheidewand; *4* Trennung der Pollenkörner aus dem Verbande. Nach Nemec (1910, aus Fig. 98 und 99, S. 215 u. 216).

des Embryosackes auf verschiedene Stadien verschoben werden.“ Immerhin hat Nemec später in solchen großen Pollenkörnern mehrmals Stadien aus dem Verlaufe der zweiten Teilungsfigur gesehen. Die Chromosomenzahl 24 und überdies die „schleifenförmige Form der somatischen Chromosomen“ sprachen durchaus für den typisch somatischen Verlauf dieser Teilungen. „Auch die dritte Teilungsfigur ist nicht allotypisch, und ich habe gar keine Anzeichen gefunden für die Annahme, daß während der weiteren Teilungen in einem Pollenkorn, das aus ungeteilter Pollenmutterzelle entstanden ist, eine nachträgliche Chromosomenreduktion vor sich geht.“

Ungeteilt zu Pollenzellen gewordene Mutterzellen können also zur Bildung von diploidkernigen Spermazellen führen. Das gleiche Ergebnis kann auch noch durch zwei weitere Gruppen von Teilungsanomalien eingeleitet werden; nämlich

1. durch Weiterentwicklung von Pollenkörnern, die durch Zweiteilung einer Pollenmutterzelle entstanden sind. Die Diploidie ihrer Kerne kann darauf beruhen, daß
   a) diese Zelle im Verlaufe einer die erste allotypische ersetzenden somatischen Teilung bereits einen diploidchromosomigen Kern erhalten hat,
   b) eine nachträgliche Verschmelzung der im zweiten allotypischen Teilungsschritt entstandenen haploiden Kerne eingetreten ist.

2. Durch Unterdrückung einer Zellteilung in den durch normale Tetradenteilung entstandenen Pollenzellen und Wiedervereinigung zweier Kerne. Die der ersten und zweiten Kernteilung im Pollenkorn normalerweise nachfolgende Anlage einer uhrglasförmigen Scheidewand kann durch die Chloroformierung verhindert werden; die beiden Kerne legen sich aneinander und verschmelzen. Auf diese Weise können nach Nemec nicht nur synhaploide, sondern gelegentlich auch syndiploide, also tetraploide Kerne entstehen. Beides wurde namentlich in solchen Versuchen erreicht, in deren Verlauf Blüten mit Pollenmutterzellen, deren Vierteilung eben vollendet war, während sieben aufeinanderfolgenden Tagen insgesamt 13mal je 30 Minuten lang chloroformiert wurden.

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß wiederholte Chloroformierung bei *Larix decidua* und wohl auch bei anderen Coniferen in verschiedener Weise Anlaß zur Bildung polyploidkerniger Antheridialzellen und von Spermakernen geben kann. Fraglich oder wenigstens noch nicht experimentell festgestellt ist, ob diese polyploidkernigen Pollenkörner nach Übertragung auf Samenanlagen auch zur Schlauchbildung und ob ihre Spermakerne zur Befruchtung der Eizellen normal entwickelter Archegonien befähigt sind. Sollte dies der Fall sein, so wäre

damit die Möglichkeit zur experimentellen Erzeugung von Keimen mit abgeänderten Chromosomenzahlen gegeben. Aus verschiedenen Gründen aber dürfte die genauere Analyse der bei solchen Versuchen erhaltenen Nachkommenschaft außerordentlich mühsam und vor allem erst nach Verlauf von Jahren möglich werden.

Indessen steht einer Ausdehnung dieser Chloroformierungversuche auf die Ausbildung des Pollens günstigerer Versuchsobjekte nichts im Wege. Aus bereits vorliegenden Arbeiten ist zu ersehen, daß der im Verhältnis zu den Gymnospermen abgekürzte Entwicklungsverlauf des Pollens von Angiospermen ähnliche Abweichungen von der Norm hervorbringen kann. So hat Sakamura (1916) durch Chloralisierung der Pollenmutterzellen von *Vicia Faba* nachfolgende Abnormitäten im Verlauf der Reduktions- und Tetradenteilung sowie in der Pollenkornentwicklung erhalten.

a) Im Verlauf der heterotypischen Kernteilung:
Chromosomenbrücken,
Isolierung einzelner Chromosomen,
Tripolare Teilungen,
Verschwinden der achromatischen Spindelfigur,
Zerstreuung der Chromosomen.

b) In der homöotypischen Teilung traten noch kompliziertere Abnormitäten auf als im heterotypischen Teilungsvorgang, was Sakamura darauf zurückführt, daß diese Teilung im Gegensatz zur ersteren normalerweise von einer Zellteilung begleitet ist. Es wurden festgestellt:

Multipolare oder asymmetrische Spindeln (Fig. 167, 1),
Isolierung einzelner Chromosomen,
Entstehung ungleich großer hyper- und hypochromatischer Kerne,
Rekonstruktion eines diploiden und zweier haploider Kerne in den zwei Teilungsfiguren einer Tetrade (Fig. 167, 2). Aus solchen Zellen werden später Pollenkörner verschiedener Form und Größe, die einen unregelmäßig gestalteten großen oder zwei Kerne (Fig. 167, 3 u. 4) enthalten. Nicht selten wurden auch kleine, hypochromosomige Pollenkörner (Fig. 167, 5) gefunden.

In der Mehrzahl der beeinflußten Pollenkörner erschien das Cytoplasma ganz gesund, die Membran gut differenziert, doch gestattete Sakamuras Untersuchungsmethode nicht, „Pollenkörner mit abweichender Chromosomenzahl zu schaffen, da das weitere gesunde Wachsen der Blütenknospen eingestellt wird und die Antheren endlich verderben". Sakamura kündigt die Fortsetzung seiner Versuche an und hofft, „daß taugliche Gameten mit abweichender Chromosomenzahl weiter geschaffen werden, wenn man das Experiment und

den Betrieb sorgfältig ausführt". Wohl möglich ist, daß Chloroformierung an Stelle von Chloralisierung zu besseren Ergebnissen führen wird. Im einen oder anderen Falle aber dürfte es möglich werden, eine genügende Anzahl modifizierter Pollenkörner zu erhalten, um mit Aussicht auf Erfolg Bestäubungsversuche und nachfolgend die zytologische Analyse der Nachkommenschaft vorzunehmen. Die von Sakamura ausgewählten Versuchspflanzen *Vicia Faba* und *Pisum sativum* dürften zu solchen Versuchen, ihrer verhältnismäßig niederen Chromosomenzahlen[1]) wegen, recht wohl geeignet sein. Ob aber solche Versuche zur Entstehung fertiler oder steriler heteroploider Nachkommen führen werden, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Die Befunde an allen anderen experimentell erzeugten Pflanzen mit künstlich erhöhter Chromosomenzahl, vgl. die

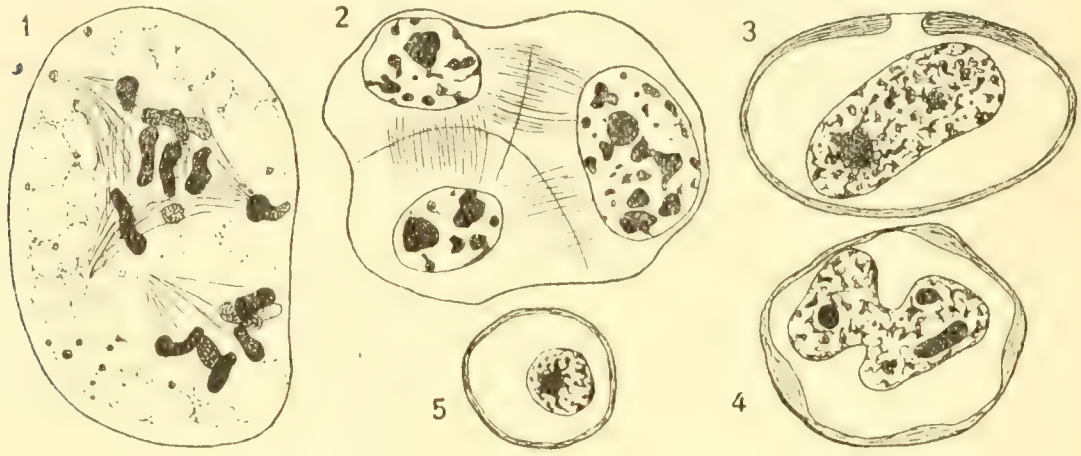



Fig. 167. Pollenmutterzellen und Pollenkörner aus chloralisierten Blüten von *Vicia Faba*. *1* Homöotypische Teilung mit multipolarer Spindel und gestörter Verteilung der Chromosomen; *2* abnorme Tetradenteilung unter Bildung zweier haploidkerniger Enkelzellen und einer dritten diploidkernigen Zelle. *3* und *4* Hyperchromosomige, wahrscheinlich diploide Pollenkörner. *5* Hypochromosomiges, kleines Pollenkorn. Nach Sakamura (1916, Taf. IV. Fig. 17, 18, 21—23).

Versuche der Marchal wie von Winkler, sprechen durchaus dafür, daß auch auf diesem nicht minder mühsamen und unsicheren Wege ebenfalls wieder fertile wie sterile Pflanzen zu erwarten sein werden.

In der Natur ist eine zu ähnlichen Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang führende chemische Beeinflussung der Gonotokonten wohl ausgeschlossen. Dagegen könnten andere Abänderungen

[1]) Die Chromosomenzahlen von *Vicia Faba* sind in der Literatur (vgl. Tischler, 1915, S. 192) zu haploid 6, diploid 12, von *Pisum sativum* zu 7 und 14 angegeben worden. Damit stimmen auch die neuen Angaben von Sakamura überein, der zudem auf Grund seiner Untersuchungen bei einigen *Vicia*-Arten, *Pisum sativum, Lens esculenta* und *Lathyrus vernus* annimmt, „daß bei *Vicieae* die Chromosomenzahlen 12 und 24 allgemein verbreitet sind."

der äußeren Lebensbedingungen (i. b. niedere Temperaturen) vielleicht zu ähnlichen Ergebnissen führen. Im Vergleich zu der ungeheuren Anzahl normal erzeugter Gameten wird aber diejenige der auf solchen Wegen entstehenden modifizierten Gameten stets gering bleiben. Trotz der bei allen phylogenetischen Betrachtungen in Rechnung zu setzenden langen Zeiträume ist nicht zu erwarten, daß die auffallenden und zahlreichen Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl enger Verwandtschaftskreise und unter den Arten mit ersichtlich abgeänderter Chromosomenzahl wiederum diejenigen mit stark ausgeprägter Sterilität gerade auf diesem Wege entstanden seien.

## 2. Sterilität als Folge künstlicher und natürlicher Standortsänderung.

Außer der unmittelbaren Beeinflussung der Ausbildung von Sporen und Geschlechtszellen sowie der Erzeugung heteroploider Rassen auf dem Umwege über adventive Sproßbildung aus vegetativen Geweben sind noch andere Vorgänge denkbar, die infolge von Einwirkungen der Umwelt Sterilität zur Folge haben können. Weitgehende Änderungen der Außenbedingungen, von denen angenommen wird, daß sie allmählich zu Sterilität führen, sind für viele Pflanzen mit dem Übergange aus dem wilden in den domestizierten Zustand verbunden. Für andere erfolgen sie im Zusammenhang mit natürlichen oder den direkt oder indirekt durch den Menschen veranlaßten Pflanzenwanderungen. Die meisten Standortsänderungen haben auch eine Klimaänderung im Gefolge, also Verschiedenheiten in der absoluten und zeitlichen Menge und Verteilung von Wärme und Kälte, Feuchtigkeit und Trockenheit, Licht und Elektrizität. Dazu gesellen sich ferner die Unterschiede in der Bodenbeschaffenheit. Sehen wir also zu, inwieweit und in welchem Sinne Standorts- und Klimawechsel bis jetzt bei der Lösung des Sterilitätsproblemes gewertet worden sind.

### a) Die Sterilität von Kulturpflanzen.

Mit sterilen Kulturpflanzen haben wir uns schon im Abschnitt über Parthenokarpie beschäftigt und dort den Nachweis zu führen versucht, daß zahlreiche Kulturpflanzen hybriden Ursprunges, und als Bastarde teilweise oder völlig steril seien. Sicher übt die Kultur selbst einen starken Einfluß auf das Fortpflanzungssystem gewisser Pflanzen aus, insbesondere wenn mit dem Eintritt in den domestizierten Zustand eine Verpflanzung in eine andere klimatische Zone verbunden ist.

Daß Sterilität durch Kultur hervorgerufen werden kann, ist längst bekannt und schon im Jahre 1816 eingehend von Galesio

in seiner „Teoria della riproduzione vegetale“ besprochen worden. Darwin (1868, II. S. 198) hat im 18. Kapitel seiner Studien über „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ auf Grund eines reichen Tatsachenmateriales aus beiden Reichen die These begründet, daß geringe Veränderungen in den Lebensbedingungen von günstigem Einfluß auf die Erhaltung vorteilhafter Eigenschaften kultivierter Pflanzen seien, daß dagegen starke Änderungen der Lebensbedingungen zur Unfruchtbarkeit führen könnten. In den Wirkungen veränderter Lebensbedingungen und denjenigen der Kreuzung sieht er zwei parallele Reihen von Tatsachen, welche offenbar in naher Beziehung zueinander stehen:

Unbedeutende Veränderungen in den Lebensbedingungen wirken auf Pflanzen und Tiere günstig, durch die Kreuzung von Varietäten werden Größe, Kraft und Fruchtbarkeit ihrer Nachkommen erhöht. Anderseits verursachen stärkere Änderungen in den Lebensbedingungen Sterilität, und Sterilität folgt gleichfalls einer Kreuzung sehr stark verschiedener Formen nach.

Belege für die Richtigkeit der Auffassung veränderter Lebensbedingungen als Ursache spontaner Sterilität sieht Darwin z. B. in der mangelhaften oder völlig ausbleibenden Samenbildung verschiedener Alpen- und Moorpflanzen bei Kultur in Gärten der Niederungen, in der Sterilität infolge Überdüngung, infolge der veränderten Temperatur, des Zeitpunktes und der Art der Bewässerung. Er weist aber darauf hin, daß diese Seite des Sterilitätsproblemes durch mehrere andere Umstände verdunkelt werde. Als solche führt er an: die von Gärtner festgestellte Verkümmerung (Kontabeszenz)[1]) der Antheren, das Vorkommen von Monstrositäten, die Ausbildung gefüllter Blüten, wie diejenige vergrößerter aber samenloser Früchte bei lang fortgesetzter oder exzessiver Vermehrung auf vegetativem Wege, die Unfruchtbarkeit infolge ungewöhnlich starker Entwicklung der vegetativen Organe.

In seiner Besprechung der Fortpflanzungsverhältnisse endemischer und naturalisierter Pflanzen hat Darwin (l. c., S. 231) den Schluß gezogen, daß einzelne derselben „infolge einer exzessiven Vermehrung durch Knospen steril geworden seien, da einer solchen die Unfähigkeit Samen zu produzieren und zu ernähren folgt“. Die Sterilität anderer dagegen soll von den eigentümlichen Bedingungen

[1]) Gärtner (1849, S. 331, 569 usw.) bezeichnete mit diesem Ausdruck eine eigentümliche Degeneration der Antheren gewisser Pflanzen, in deren Verlauf sie verschrumpfen oder braun und zähe werden und ähnlich den Antheren der meisten sterilen Bastarde keinen guten Pollen ausbilden. In dieser Weise fand er Pflanzen aus verschiedenen Ordnungen gelegentlich affiziert, am häufigsten Vertreter der *Caryophyllaceae* und *Liliaceae*, denen Darwin auf Grund eigener Untersuchungen auch die *Ericaceae* anreiht.

abhängen, unter denen sie leben und denen sie sonst so ausgezeichnet angepaßt seien, daß sie imstande sind, ihre Stellung gegen ein ganzes Heer von Konkurrenten zu behaupten.

Die Sterilität, welche das Gefülltsein der Blüten, die exzessive Entwicklung der Früchte und eine bedeutende Stärkung der Vegetationsorgane begleitet, spricht nach ihm dafür, „daß die ganze Wirkung selten mit einem Male verursacht worden ist". Große Wahrscheinlichkeit kommt seiner Ansicht nach der folgenden Annahme zu, die ihm geeignet erscheint, alle vorstehend genannten Tatsachen untereinander in Verbindung zu bringen. Sie geht dahin, „daß veränderte und unnatürliche Lebensbedingungen zuerst eine Neigung zur Sterilität veranlassen, und da infolge hiervon die Reproduktionsorgane nicht länger imstande sind, ihre ihnen eigenen Funktionen zu erfüllen, so strömt eine Quantität organischer Substanz, welche zur Entwicklung des Samens nicht erforderlich ist, entweder in dieselben Organe, und macht sie blättrig, oder in die Früchte, Stämme, Knollen usf. und vermehrt ihre Größe und Saftigkeit". So scheint ihm die wahrscheinlichste Ansicht die zu sein, „daß bei kultivierten Pflanzen die Sterilität die exzitierende Ursache und gefüllte Blüten, reiche samenlose Früchte und in manchen Fällen bedeutend entwickelte Vegetationsorgane usw. die indirekten Folgen sind, wobei noch diese Resultate in den meisten Fällen durch fortgesetzte Zuchtwahl vom Menschen bedeutend angewachsen sind". Darwin ist aber, wie er hinzufügt, weit davon entfernt, leugnen zu wollen, „daß es unabhängig von einer beginnenden Sterilität einen Antagonismus zwischen den beiden Formen der Reproduktion gibt, nämlich zwischen der durch Samen und der durch Knospen, wenn eine von beiden bis zu einem äußersten Grade geführt wird".

Ebenso hat Darwin darauf hingewiesen, daß auch Sterilität infolge hybrider Abstammung zu denselben Folgeerscheinungen (gefüllten Blüten, exzessiv vergrößerten und samenlosen Früchten, üppiger Entwicklung der vegetativen Organe) führen könne. Gehen nun vielleicht die von Darwin angenommenen beiden parallelen Reihen von Erscheinungen nicht vielleicht doch von derselben Ursache aus?

In der späteren morphologischen Forschung ist zu wiederholten Malen auf die Anomalien in der Pollenentwicklung von Kulturpflanzen hingewiesen worden. So hat Wille (1886) bei zahlreichen kultivierten Pflanzen Mißbildungen der Pollenmutterzellen, bei anderen einen unregelmäßigen Verlauf der Tetradenteilung mit Entstehung von ein, zwei, drei, fünf bis sieben Pollenzellen aus einer Mutterzelle festgestellt. Bei einigen dieser Kulturpflanzen, insbesondere bei *Azalea indica, Begonia spec., Fuchsia spec.* und *Lonicera coerulea*

wurden 7—14 Abkömmlinge aus einer „Tetrade“ festgestellt. Die Erklärung für dieses unregelmäßige Verhalten suchte Wille ganz in der Richtung der Darwinschen Lehre zu geben. „Es scheint somit, als ob das durch Kultur hervorgebrachte größere Variationsvermögen dieser Pflanzen sich nicht allein auf die direkt äußerlich hervortretenden Teile erstreckt, sondern auch, wie man übrigens erwarten durfte, auf Stadien zurückgeht, welche nur temporär sind (Spezialmutterzellen) und keine oder nur geringe Einwirkung auf das biologisch hervortretende Schlußresultat (Pollenkorn) haben“. Auch neuerdings wieder hat Tischler (1908) darauf verwiesen, daß innerhalb der Gattung *Syringa* nicht nur die kultivierten Bastarde steril seien, sondern auch *Syringa persica* bei Kultur unter abnormen äußeren Bedingungen steril werde. Alles weist nach seiner Ansicht darauf hin, „daß sowohl bei sterilen Bastarden, wie auch bei Mutanten und gewissen Kulturpflanzen ein gemeinsamer Grund vorhanden ist, der die Pflanzen verhindert, ihre normale Ontogenese zu durchlaufen“. Die frühere Annahme, daß bei jetzt pollensterilen Pflanzen das Variationsvermögen durch die Kultur im Sinne Darwins derart gesteigert worden sei, daß sich die Abweichungen auch auf solche Organe bezögen, die normalerweise davon nicht betroffen würden, modernisiert er dahin, daß er sagt, „durch die Kultur ist bei gleichbleibendem Genotypus eine solche Fülle von veränderten Außenbedingungen geschaffen worden, daß dadurch in der individuellen Ontogenese Störungen realisierbar werden, für deren Auftreten am natürlichen Standorte keine Veranlassung gegeben war“. Die Tatsache, daß gerade die Sexualzellen es seien, vor deren Bildung die Schädigungen auftreten, während die vegetative Entwicklung nicht gelitten zu haben brauche, lasse sich, wie er meint, auf Grund der Untersuchungen von Klebs dahin verstehen, daß die zufälligen äußeren Bedingungen, unter denen die betreffende Pflanze lebe, besonders für das vegetative Wachstum günstig seien, dagegen nicht für den „kritischen Punkt der Ontogenese“, die Anlage der Fortpflanzungsorgane.

Beweisend für die Entstehung erblicher Sterilität unter dem Einflusse der Kultur sind, wie mir scheint, alle die vorstehenden Angaben nicht. Sichergestellt ist nur der Eintritt individueller Sterilität unter dem Wechsel der äußeren Bedingungen. Noch für keine einzige dieser Pflanzen ist dagegen der Nachweis erbracht, daß durch die Kultur vorher normal sexueller Individuen im Verlaufe einer Generation plötzlich, oder im Verlaufe mehrerer Generationen durch Steigerung einer anfänglich partiellen Sterilität absolute Sterilität hervorgerufen wird und sich diese auch nach dem Zurückbringen der betreffenden

Pflanze unter die früheren Bedingungen während Generationen erhält und nicht wieder in Fertilität zurückschlägt. Gewiß wird das Variationsvermögen bei kultivierten Pflanzen besonders stark zum Ausdruck kommen und vielleicht durch die Kultur selbst gesteigert werden. Besonders auffällig wird der Effekt der Kultur in dieser Richtung aber dann sein, wenn die in Zucht genommenen Pflanzen von Anfang an als Bastarde heterozygot sind, oder in der Kultur direkt oder indirekt Kreuzungen erfolgen. Nicht umsonst hat Wille schon 1886, also vor Beginn der cytologischen Aera in der Erforschung der Vorgänge bei der Pollenbildung, darauf aufmerksam gemacht, daß die Sterilität bei Kulturpflanzen sich in denselben Störungen der Pollenbildung äußere, die auch bei Bastarden häufig sind. Seither ist in der Literatur noch zu wiederholten Malen auf diese Ähnlichkeiten verwiesen worden. Sie haben sich zudem bedeutend vermehrt, seit das Augenmerk der Forscher von den Zellteilungsvorgängen im Verlaufe der Pollenbildung auf die Vorgänge der Kernteilungen übergegangen ist.

So dürfte als Ursache für das Vorkommen absoluter Sterilität bei Kulturpflanzen neben oder vielleicht sogar an Stelle der Einflüsse der Kultur wieder hybrider Ursprung in erste Linie gerückt werden.

### b) Unfruchtbarkeit bei eingebürgerten exotischen Arten.

Unfruchtbarkeit der Blüten kennzeichnet häufig eingebürgerte exotische Arten. So erstreckt sich z. B., wie schon Darwin (1868, II. S. 230) angeführt hat, das Verbreitungsgebiet von *Acorus Calamus* über einen großen Teil der Erde. „Er zeitigt aber seine Früchte so selten, daß diese nur von wenigen Botanikern gesehen worden sind.“ Nach Deutschland, bzw. West-Europa ist *Acorus Calamus* um die Mitte des 16. Jahrhunderts eingeführt worden. Nach Mücke (1908a) erzeugt er hier wohl zahlreiche Blütenkolben von anscheinend normaler Beschaffenheit, dagegen weder hier noch sonstwo in Europa oder in Westasien keimfähige Samen. Pollen und Ovula zeigen in gleichem Maße Entwicklungshemmungen, welche eine Samenbildung vollkommen ausschließen. Die Embryosäcke der Samenanlagen gelangen niemals zur Ausbildung von Eiapparat und Antipoden. Sie degenerieren frühzeitig, der Nucellus schrumpft unter Loslösung von den Integumenten zusammen und schließlich gehen die ganzen Samenanlagen zugrunde. Der Verlauf der Pollenbildung ist nicht eingehend untersucht, dagegen wohl festgestellt worden, daß in älteren Antheren die Pollenkörner deformiert erscheinen, eckig, zusammengedrückt, gefaltet sind und nur geringe Plasmareste enthalten, die jeder Struktur entbehren.

Der aus Japan stammende *Acorus gramineus* dagegen besitzt normal entwickelte Samenanlagen und Pollenkörner. Er vermag infolgedessen keimfähige Samen zu liefern. Nach Mücke ist die Heimat des in Europa sterilen *A. Calamus* zweifellos in Südost-Asien zu finden und es erscheint wahrscheinlich, daß er bei seinen Wanderungen nach Norden und der Verpflanzung nach Europa — wohl infolge der ungünstigen klimatischen Verhältnisse der neuen Heimat — eine Entwicklungshemmung erfahren und total steril geworden ist. Daß speziell die Entwicklungshemmung der Blüten durch die niedere Temperatur bedingt sein dürfte, haben vergleichende Kulturversuche Mückes mit Stöcken aus der Umgebung Straßburgs und solchen, die frisch aus Indien importiert waren, gezeigt. Die Blüten eines im Warmhaus gebildeten Kolbens der letzteren wiesen reichlich normale Pollenkörner und ebenso einige normal entwickelte Ovula auf, während der europäische Kalmus nie zur Bildung eines normalen Embryosackes gelangte.

Ähnlich verhält sich vielleicht auch das mediterrane Rohrgras, *Scolochloa (Arundo) Donax*. Dasselbe ist nach Thellung (1915) wahrscheinlich aus dem Orient eingeführt und gibt im westlichen Mittelmeergebiet keinen Samen. Ferner bringt die in den Gewässern Südfrankreichs naturalisierte amerikanische Oenotheracee *Jussiaea repens var. grandiflora*, die sich durch ihre Rhizome äußerst stark verbreitet und vermehrt, fast stets nur unfruchtbare Blüten hervor.

Für die Annhme eines allmählich eintretenden Geschlechtsverlustes infolge Änderung der äußeren Verhältnisse ist von Strasburger (1910d) auch das Verhalten der *Elodea canadensis* angeführt worden. Sie ist diözisch, kommt in ihrer Heimat mit männlichen und weiblichen Exemplaren vor, ist aber wahrscheinlich nur mit weiblichen Exemplaren nach Europa importiert worden. Seit der im Jahre 1836 erfolgten ersten Feststellung in Irland hat sie sich bei ihrer Einwanderung und Ausbreitung auf dem europäischen Kontinent ausschließlich auf vegetativem Wege vermehrt. Für diese alten europäischen Weibchen der *Elodea canadensis* hat nun Strasburger (1910d, S. 445) Abweichungen gegenüber der amerikanischen Form festgestellt. Er hat gefunden, daß die amerikanischen Weibchen in den Fruchtknoten ihrer Blüten bis 6 Samenanlagen, die alten europäischen Pflanzen dagegen meist nur deren 2—3 enthalten. Experimentelle und cytologische Untersuchungen ergaben aber, daß trotz der seit 70 Jahren ununterbrochen fortgesetzten Fortpflanzung auf rein vegetativem Wege, die Blüten der europäischen Pflanzen die Fähigkeit, befruchtet zu werden, noch nicht eingebüßt haben, sich dagegen allerdings in dieser Fähigkeit wesentlich geschwächt erwiesen. Die Feststellung aber, ob eine Annäherung frisch importierter amerikanischer Elodea

an die seit 70 Jahren in Europa vegetativ erhaltenen weiblichen Pflanzen schon bald oder erst nach längerer Zeit erfolgen würde, und ebenso der umgekehrte Nachweis, ob aus Europa nach Amerika zurückgebrachte weibliche Pflanzen dort wieder das normale Verhalten zeigen würden, steht noch aus. Für keine einzige der eingehender untersuchten, in historischer Zeit eingebürgerten Pflanzen ist festgestellt, daß sie an ihren neuen Standorten einen definitiven Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erlitten hätte.

### c) Unfruchtbarkeit von Pflanzen an den Grenzen ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete.

Schon seit langem ist bekannt, daß eine bedeutende Anzahl von Pflanzen an den Grenzen ihrer natürlichen Verbreitungsareale steril sind. So verweist Darwin (1868, II. S. 229) darauf, daß viele alpine Pflanzen im Gebirge über die Höhe emporsteigen, auf welcher sie Samen produzieren können, und sich an dieser oberen Grenze ihres Verbreitungsgebietes fast ganz oder sogar ausschließlich durch vegetative Vermehrung erhalten.

*Hedera Helix* wird nach Darwin bis im nördlichsten Schweden und Rußland gefunden, blüht aber und trägt Früchte nur in den südlichen Provinzen. Auch für zahlreiche weitere Pflanzen ist bekannt geworden, daß sie sich im hohen Norden ausschließlich oder fast ausschließlich vegetativ vermehren, weiter gegen Süden dagegen reichlich reife Samen bringen. Das gilt nicht nur für Land- sondern auch für Wasserpflanzen, nicht nur für einzelne marine Algen, worüber in den einleitenden Kapiteln über generative Parthenogenesis referiert worden ist, sondern auch für Blütenpflanzen. So sind nach Wesenberg-Lund (1912, S. 303) in Dänemark *Sagittaria* und *Butomus* sehr oft unfruchtbar, *Lemna* blüht äußerst spärlich; *Acorus* bringt nie reife Früchte. Auch *Hydrocharis* ist nach seiner Angabe noch niemals mit reifen Früchten gefunden worden und trägt auch sehr selten männliche Blüten. Da in interglazialen Mooren Dänemarks zahlreiche Samen von *Stratiotes* und *Hydrocharis* zusammen mit Samen von *Brassenia*, *Trapa* usw., Knochen von Sumpfschildkröten und südlichen Mollusken gefunden worden sind, nimmt er an, daß der jetzigen Wasserflora die Eiszeit ihre besonderen Merkmale aufgeprägt hat. „Ganz besonders war es die Vermehrungsart und Vermehrungskraft, die unter der Eiszeit umgebildet worden waren; so wie heutzutage manche von den Arten, die hier im Land reichlich Frucht bringen, in den arktischen Gegenden auf vegetative Vermehrung angewiesen sind, ging die Moorflora und Moorfauna der Interglazialzeit auf der norddeutschen Tiefebene, während dieser nördliche Teil mit Eis bedeckt war, über zu vegetativer Vermehrung. Ist so die postglaziale nordische Moorflora ganz allgemein durch deren Unfähig-

keit, reife Früchte zu bringen, charakterisiert, so reagierten beim Übergang zur vegetativen Vermehrung die einzelnen Arten doch verschieden: einige kommen nicht zum Blühen, einige bringen sterile Früchte, einige neigen zu Parthenokarpie, wieder bei anderen ist man vorläufig gezwungen zu glauben, daß sie auf der Wanderung nach Norden unterwegs das eine Geschlecht ‚verlieren' und in solchem Fall — merkwürdig genug — stets das männliche *(Hydrocharis, Stratiotes)*."

Für die Richtigkeit der Annahme solcher Beziehungen zwischen den Veränderungen der klimatischen Bedingungen in der Interglazialzeit und den dadurch bedingten Pflanzenwanderungen einerseits, der Schwächung und dem Verlust geschlechtlicher Fortflanzung andererseits sprechen nach Wesenberg sowohl seine eigenen Beobachtungen wie die früheren biologischen Daten über *Stratiotes*.

*Stratiotes aloides L.* ist nach allgemeiner Annahme diözisch. Sie kommt in Norddeutschland noch mit beiden Geschlechtern vor, in Dänemark und weiter nach Norden dagegen nur mit weiblichen Blüten. An der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes (ca. 68° n. Br.) blüht *Stratiotes* überhaupt nicht mehr, sondern vermehrt sich nur vegetativ. Bis 56° n. Br. finden sich nur Pflanzen mit weiblichen Blüten, männliche Pflanzen sind in diesen Gebieten unbekannt. In den Nord-seeländischen Moorteichen Dänemarks besteht dagegen nach der Beobachtung Wesenbergs an diesen weiblich blühenden Pflanzen ein scharfer Unterschied in der Ausbildung der Knospen. Sie bilden gestielte Knospen, die ohne Ruhestadium sich weiter entwickeln und nachdem sie sich von der Mutterpflanze losgelöst haben, den nächsten Sommer wiederum nur weibliche Blüten hervorbringen. Daneben entstehen noch Dauerknospen, die sich im Herbst von der Mutterpflanze ablösen, erst im Frühjahr aber austreiben. Diese erzeugen ausschließlich kleine schwache — nach Wesenberg jedenfalls männliche Pflanzen[1]), die im Laufe des Jahres

[1]) Wesenberg faßt auf Grund seiner Untersuchungen *Stratiotes* nicht, wie es bisher geschehen ist, als eine zweihäusige, sondern als einhäusige Pflanze mit zweierlei geschlechtsprädestinierten Sprossen auf. Die einen gehen aus den langgestielten Knospen hervor und tragen immer nur weibliche Blüten, die anderen, ungestielten, bilden sich in großen Teilen des Verbreitungsareales zu Dauerknospen um, sind in ihrer Entwicklung gehemmt, bringen keine Blüten hervor und können sich nach seiner Ansicht auch nicht als das dokumentieren, was sie wirklich sind, nämlich als männliche Sprosse.

In der wärmeren Interglazialzeit haben nach Wesenbergs Ansicht nicht nur in Norddeutschland, sondern auch in Dänemark beide Sproßformen zur Blütenbildung geführt. Infolge der nach der Interglazialzeit eingetretenen Klimaverschlechterung ist nach der Annahme Wesenbergs der männliche Sproß allmählich in eine Dauerknospe umgewandelt und dabei in solchem Grade abgeschwächt worden, daß er seine Blüten nicht mehr zur Entwicklung bringen konnte.

beinahe alle zugrunde gehen und in Dänemark niemals zur Blüte gelangen.

Von 56° n. Br. an kommen weiter nach Süden beide Geschlechter vor. Aus dem Umstand, daß die männlichen Pflanzen von *Stratiotes* im ganzen eine südlichere Ausbreitung haben als die weiblichen Pflanzen, schließt Wesenberg, daß zu ihrer Blütenbildung offenbar eine höhere Temperatur notwendig sei als zu derjenigen der weiblichen Blüten, die Pflanze also im Norden unter ungünstigen Bedingungen lebe, welche die Produktion männlicher Blüten ganz ausschließen und auch die Entwicklung der Blütenstände weiblicher Pflanzen oft beträchtlich hemmen.

Verschiedene Umstände, im besonderen die Konstatierung, daß nicht nur *Stratiotes*, sondern auch andere *Hydrocharitaceae*, wie *Hydrocharis* und *Hydrilla*, an ihrer Nordgrenze nur im weiblichen Geschlecht vorkommen, die Samen dieser Pflanzen dagegen in interglazialen Torfschichten zu finden sind, schließen die sonst naheliegende Annahme aus, daß zufälligerweise nur das eine Geschlecht, nicht aber das andere nach Norden eingewandert sei. Sie führen vielmehr zur Frage: „Warum und in welcher Weise ist die männliche Pflanze aus den nördlichen Teilen des Verbreitungsbezirkes der Art seit der Interglazialzeit verdrängt worden, während die weibliche sich hier noch findet?“ Beziehungen zwischen Klimaänderung und dem allmählichen Aussterben der männlichen Pflanzen sind hier wohl zweifellos vorhanden und ebenso sicher ist, daß mit dem Zurücktreten der männlichen Pflanzen allmählich eine Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung und der Samenbildung — indirekt als Folge derselben äußeren Faktoren — eingetreten sein muß. Nicht festgestellt ist aber, ob diese Hemmung der Frucht- und Samenbildung zu einem definitiven und erblichen Verlust der Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung der weiblichen Pflanzen geführt hat. Es ist zu hoffen, daß die interessanten Fragestellungen, die sich aus Wesenbergs Befunden und seiner Hypothese über die Natur der *Stratiotes*-Winterknospen ergeben, bald zu eingehenden Kulturversuchen mit *Stratiotes* Anlaß geben werden. Nachdem vorerst die Geschlechtsverteilung an *Stratiotes*-Pflanzen südlicherer Standorte nochmals einer eingehenden Revision unterworfen worden ist, wird es sich vor allem darum handeln, durch Kulturversuche mit gestielten und ungestielten Knospen von Pflanzen nördlicher Standorte zu prüfen:

a) Ob ihre weiblichen Pflanzen trotz des jahrhunderte- oder wohl jahrtausendelangen Ausschlusses der geschlechtlichen Fortpflanzung und trotz der ausschließlich vegetativen Vermehrung die Fähigkeit zur Amphimixis beibehalten haben, also nach Bestäubung

mit Pollen von Pflanzen südlicherer Standorte befruchtet werden oder nicht.

b) Wie sich die Samenanlagen der Pflanzen nördlicher Standorte in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht verhalten und ob die Fähigkeit, „daß die weibliche Pflanze ihre Fruchtknoten, trotzdem sie nur Samenanlagen enthalten, doch beinahe zu ihrer vollen Entwicklung bringt“ mit der Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung steht und eine leichte Form der Parthenokarpie darstellt, welche den unbestäubt gebliebenen Fruchtknoten der Pflanzen südlicher Standorte abgeht.

c) Ob unter günstigeren Temperatur- und Lichtverhältnissen eine Entwicklung von Sprossen mit männlichen Blüten aus den Dauerknospen noch möglich ist und ob die eventuell entstehenden männlichen Blüten auch noch normalen keim- und befruchtungsfähigen Pollen erzeugen.

d) Ob und innerhalb welcher Zeitdauer die aus einer südlichen Gegend nach dem Norden verbrachten *Stratiotes*-Pflanzen eine ähnliche Einbuße der Fähigkeit zur Produktion männlicher Blüten und damit auch der Frucht- und Samenbildung erleiden.

Auch für die an der Grenze des Verbreitungsgebietes ihrer Art vorkommenden Populationen steril bleibender Individuen ist also ebenso wenig wie bei den eingebürgerten exotischen Pflanzen und den Kulturpflanzen der Nachweis einer Entstehung obligater Sterilität und völligen Verlustes der geschlechtlichen Fortpflanzung erbracht. Ebenso wenig ist festgestellt, ob in den besprochenen und in anderen Fällen ähnlicher Beeinflussung die Schwächung der Fertilität allmählich eintritt oder plötzlich als Reaktion auf die abgeänderten Lebensbedingungen erfolgt, ob die individuelle Sterilität eine definitive ist oder ob die betreffenden Individuen, in günstigere Verhältnisse zurückgebracht, wieder fertil würden.

Vorderhand erscheint mir wahrscheinlich, daß auch für die spontane Sterilität infolge abgeänderter Lebensbedingungen der Satz gilt, den Darwin an die Besprechung des Umstandes angeknüpft hat, daß sowohl gewisse eingeborene wie naturalisierte Pflanzen selten oder niemals Früchte erzeugen oder wenn sie blühen, niemals Samen produzieren: „Aber niemand wird hierdurch zu einem Zweifel veranlaßt, daß es ein allgemeines Naturgesetz ist, daß phanerogamische Pflanzen Blüten produzieren sollen und daß diese Blüten Samen produzieren sollen. Schlagen sie fehl, so glauben wir, daß solche Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen ihre eigentlichen Funktionen ausführen werden, oder daß sie es früher taten und es auch wieder tun werden.“

## IV. Sterilität oder Geschlechtsverlust infolge parasitärer Einwirkungen.

Zahlreiche Störungen in der Sexualsphäre vieler Pflanzen, die zu vorübergehender Sterilität oder einem völligen Verlust der Geschlechtsorgane führen, kommen durch Parasitismus zustande. Solche Fälle sind von den Algen an aufwärts aus den verschiedenen Abteilungen des Pflanzenreiches bekannt.

Am eingehendsten sind natürlich die durch Parasiten bewirkten Veränderungen an Blütenpflanzen und von diesen wiederum diejenigen an Kulturpflanzen studiert worden. Es möge genügen, die Besprechung dieser Verhältnisse an Hand einiger weniger Beispiele vorzunehmen. Sie sind zum Teil dem Abschnitt „Umbildung, Verkümmerung, Verwachsung und Teilung" der Organographie von Goebel (1913) entnommen. Weiteres ist dort, sowie in den Lehrbüchern über Pflanzenteratologie, Pflanzenkrankheiten und Pflanzengallen zu finden.

Völlige Sterilität ist eine häufige Folge der von parasitischen Pilzen an höheren Pflanzen bewirkten Mißbildungen. So sind die auf den Ästen der Weißtanne vorkommenden durch *Melampsorella caryophyllacearum* verursachten orthotropen „Hexenbesen" stets steril. Das gleiche gilt auch für die von *Uromyces Pisi* befallenen Sprosse verschiedener *Euphorbia*-Arten. Bei der von Tischler (1912a) eingehend untersuchten *Euphorbia Cyparissias* sind die infizierten Sprosse, sofern der Pilz nicht frühzeitig eine Zurückdrängung aus dem Vegetationspunkt erfahren hat, in der großen Mehrzahl völlig steril. Nur ausnahmsweise können sie zur Blütenbildung gelangen, wobei dann hie und da der Pilz auch in die Blüten mitgeht. Auch diese Blüten aber sind in wechselndem Maße verkümmert. Samenanlagen und Pollenkörner werden nicht mehr ausgebildet und an Stelle der ersteren können sich Pykniden entwickeln.

In den von *Peronospora violacea* befallenen Blüten von *Knautia arvensis* erfolgt öfters Hemmung der Staubblattentwicklung, das Auftreten blumenblattartiger Flügel an Stelle von Pollensäcken oder sogar eine völlige Umwandlung der Staubblattanlagen in violette Blumenblätter, also eine „Füllung" der Blüten. Auch die von *Ustilago antherarum* befallenen Blüten von *Saponaria officinalis* erfahren eine Umwandlung der Staubblätter in Blumenblätter.

Es leiten diese Fälle über zu einer weiteren Gruppe krankhafter Veränderungen an Blüten. Sie sind mit Störungen und Hemmungen der Blütenentwicklung verbunden, in deren Verlauf ein Teil oder alle Blütenorgane laubblatt-ähnliche Entwicklung erfahren. Der Grund zu diesen, namentlich bei Kulturpflanzen weit verbreiteten „Vergrünungen" ist, wie Goebel schreibt, „meistens unbekannt, in

einigen Fällen ist sie, wie Peyritsch experimentell nachgewiesen hat, durch Insekten veranlaßt, in anderen dürfen wir wohl annehmen, daß durch Ernährungsverhältnisse die sexuelle Potenz geschwächt, die vegetative gesteigert ist".

An zahlreichen Pflanzen sind „Vergrünungen" und andere Bildungsabweichungen experimentell erzeugt worden. Vor allem ist es Peyritsch (1888) gelungen, durch ein einfaches, leicht anzuwendendes Verfahren[1]) bei Vertretern verschiedener Familien, im besonderen bei Valerianaceen und Cruciferen, teils abnorme Blattformen, teils verschiedene Blütenfüllungen und sprossende Blüten hervorzurufen. So wurden bei *Centranthus*-Arten die verschiedensten Formen der Blütenfüllung erzielt. Alle Stadien von Petalodie einzelner Staubblätter und Carpiden bis zur vollkommensten Füllung waren vertreten, „so daß solche gefüllte Blüten sich mit gefüllten Rosen in Miniatur vergleichen ließen". Ebenso wurden Durchwachsungen der Blüten, doppelte und dreifache Corollen, Calycanthemie, Auftreten von Sprossungen innerhalb der Blüten und dergleichen mehr beobachtet. Bei *Arabis*-Arten usw. ist die Vergrünung der künstlich infizierten Blütenknospen auch von einer Störung der Sporophyll-Entwicklung und vor allem von der Ausbildung rudimentären und offenbar funktionsunfähigen Pollens begleitet.

Ähnliche Mißbildungen und Entwicklungshemmungen der Antheren sind an zahlreichen Beispielen spontan auftretender vergrünter Blüten festgestellt worden. Ebenso sind sehr häufig auch die Fruchtknoten weitgehend verändert, vergrößert, aufgeblasen oder in die einzelnen Fruchtblätter aufgelöst und diese in Laubblätter umgewandelt. An vollständig vergrünten Fruchtblättern fehlen die Samenanlagen gänzlich. In Fällen wenig weit vorgeschrittener Vergrünung finden sich im Innern der Fruchtknoten Bildungen vor, die offenbar aus abnormer Entwicklung der Samenanlagen hervorgegangen sind. Bei den einen Pflanzen erfahren dabei die Integumente, bei anderen der Funiculus eine stärkere vegetative Ausbildung. Der wichtigste Teil der Samenanlage allerdings, der Nucellus, ist verkümmert und funktionsunfähig, das sporogene Gewebe fehlt.

Wohl am eingehendsten ist die Mannigfaltigkeit der Deformationen für die Blütencecidie von *Lonicera Periclymenum* von Diels (1913)

[1]) Auf die Knospen gewisser Versuchspflanzen wurden z. B. degenerierte Knospen einer im Freien eingesammelten *Valeriana tripteris* aufgelegt, die Phytoptus beherbergten. Die Erscheinungen waren verschieden, je nachdem die Versuchspflanzen sich als geeignete Nährpflanzen von Phytoptus erwiesen oder nicht. Im ersteren Falle erhielt sich der Parasit dauernd auf der Nährpflanze, pflanzte sich fort und Mißbildungen traten an allen, auch den nicht direkt infizierten Blütenknospen auf. Im letzteren Falle blieb der Aufenthalt der Parasiten lokal, ihre Lebenszeit war kurz und damit auch das Auftreten von Monstrositäten auf die unmittelbare Umgebung der Infektionsstellen beschränkt.

dargelegt worden. Ich beschränke mich auf die Anführung einiger seiner Befunde über Fruchtknoten- und Staubblattentwicklung.

In der Entwicklung des Gynaeceums verraten sich die cecidogenen Störungen schon sehr früh, ja es sind die Hemmung der Makrosporenbildung, das Verkümmern der Samenanlagen und das Schwinden der Plazenten bei *Lonicera Periclymenum* eigentlich die ersten Stadien der cecidogenen Deformation. Äußerlich werden sie schon in den Dimensionen des Ovariums und in der Länge des Griffels kenntlich. Die Degenerationsstufe der Ovula ist innerhalb desselben Fruchtknotens infolge ihres ungleichen Alters sehr verschieden. Im allgemeinen sind sie gekennzeichnet durch eine starke Hypertrophie des Funiculus (Fig. 168) in Verbindung mit Reduktion und schließlich völligem Schwinden des Nucellus. Zur Entwicklung kommende Embryosäcke haben eine beschränkte Expansionskraft, die Verdrängung des Nucellus erfolgt nur teilweise. Die Polkerne scheinen normal, der Eiapparat dagegen zeigt Symptome der Schwächung.

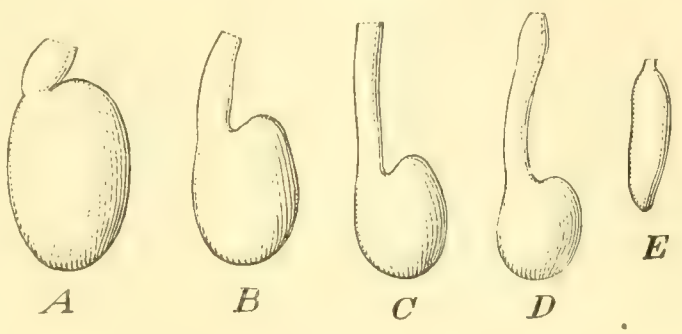



Fig. 168. Cecidogene Deformation der Samenanlagen von *Lonicera sempervirens*. *A* Samenanlage einer normalen Blüte. *B—D* Samenanlagen mit hypertrophiertem Funiculus, *E* rein vegetativ gewordene Samenanlage. Aus Diels (1913, S. 194, Fig. 2).

Die Beeinflussung des Androeceums äußert sich vor allem in der Größenzunahme des sterilen Teils der Antheren. Er wird breiter, seine Ränder sind vielfach schmal geflügelt und dehnen sich mit zwei zahnartigen Auswüchsen neben der Antherenbasis aus, bei gleichzeitiger Schwächung der Fächerbildung (Fig. 169). In den Thecae selbst ist der Reduktionsvorgang entschieden abgestuft. „Oft zeigt eine Anthere ihre Sporangien noch normal zur Tetradenteilung gelangt, teils im Archesporium völlig desorganisiert. Der Form nach besteht große Ähnlichkeit mit den Erscheinungen, die bei ‚normalen' und ‚hybriden' Sterilisierungen gewöhnlich sind." Weitere Phasen der vorschreitenden Vergrünung führen zur Ausbildung staminoider Griffel, Androgenie. Sie gibt sich in Antherenbildung an den Griffeln kund und führt bei hinreichend frühzeitiger Infektion zur völligen Unterdrückung der Sporangien und damit zu totaler Petalodie und Phyllodie (Fig. 170).

Im Anschluß an die Vergrünungen und die in ihrem Gefolge auftretende Sterilität sind auch gewisse Änderungen der Geschlechtsverhältnisse von Pflanzen zu erwähnen. Solche

sind z. B. jüngst von Schneider (1915) für weibliche Exemplare von *Mercurialis annua* beschrieben worden. Die aus dem Versuchsmaterial Strasburgers (1910d) stammenden Pflanzen zeigten eine Reduktion der weiblichen Blüten und männliche Neubildungen.

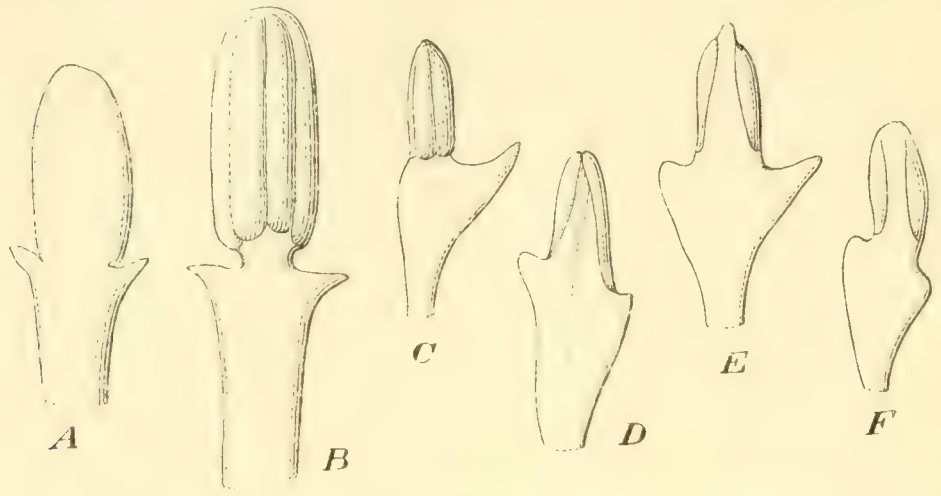



Fig. 169. Staubblätter deformierter Blüten von *Lonicera Periclymenum* mit seitlicher Ausdehnung des Filamentteiles. *A* und *B* aus verschiedenen, *C—F* aus derselben Blüte. Aus Diels (1913, S. 199, Fig. 5).

Viele scheinbar wohlausgebildete Blüten dieser Pflanzen enthielten obliterierte Embryosäcke oder gänzlich verkümmerte Samenanlagen. Die neu auftretenden männlichen Charaktere bestanden zum Teil in der Bildung überzähliger männlicher Blüten auf der verlängerten Blütenachse oder in Plazentarauswüchsen der Fruchtfächer, die alle oder teilweise statt zu Samenanlagen zu Pollensäcken auswuchsen. Völlig normale männliche Blüten, wie sie sonst gelegentlich an *Mercurialis annua* ♀ vorkommen, waren nicht vorhanden, der abnorm gebildete Pollen war nur teilweise funktionsfähig. Immerhin wurden durch künstliche Bestäubung normaler weiblicher Blüten dieser Pflanzen mit ihrem abnorm gebildeten Pollen doch eine größere Anzahl von Samen erhalten, von denen sich indessen nur wenige als entwicklungsfähig erwiesen. Aus 55 zur Keimung ausgelegten Samen wurden 5 Pflanzen erhalten, davon waren drei rein weiblich, zwei rein männlich. Ebenso waren 4 Stecklinge der Mutterpflanze völlig weiblich. Die Anomalie hat sich also weder geschlechtlich noch ungeschlechtlich auf

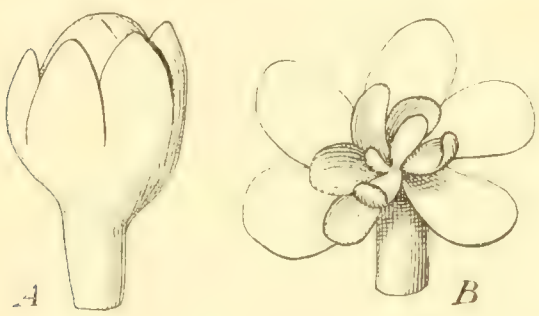



Fig. 170. Total sterile Blütenknospe von *Lonicera Periclymenum*. *A* junge Knospe geschlossen, von den 5 Kelchblättern 4 sichtbar. *B* Dieselbe Blüte ausgebreitet, Kelch entfernt, 5 Blumenblätter, 5 Staubblätter und 3 Griffel von ungleicher Größe. Aus Diels (1913, S. 205, Fig. 12).

die Nachkommenschaft übertragen. Das spricht dafür, daß der Geschlechtswandel der untersuchten Pflanze wahrscheinlich auf einer bestimmten zeitlich begrenzten Einwirkung äußerer Einflüsse beruhte, deren Erreger allerdings nicht festgestellt werden konnte. Ähnliche Änderungen sind aber in anderen Beispielen sicher durch Einwirkung von Parasiten erzielt worden.

Auch die Entwicklung von gewöhnlich verkümmernden Organen, i. b. von Antheren und Fruchtknoten, kann durch pflanzliche oder tierische Parasiten angeregt werden.

Eine Entwicklungsförderung von Antheren ist z. B. bei *Melandrium album* festgestellt worden. Dieses ist gewöhnlich diözisch, kommt aber gelegentlich scheinbar mit Zwitterblüten vor. Das ist, wie Goebel anführt, „in fast allen genauer untersuchten Fällen da-

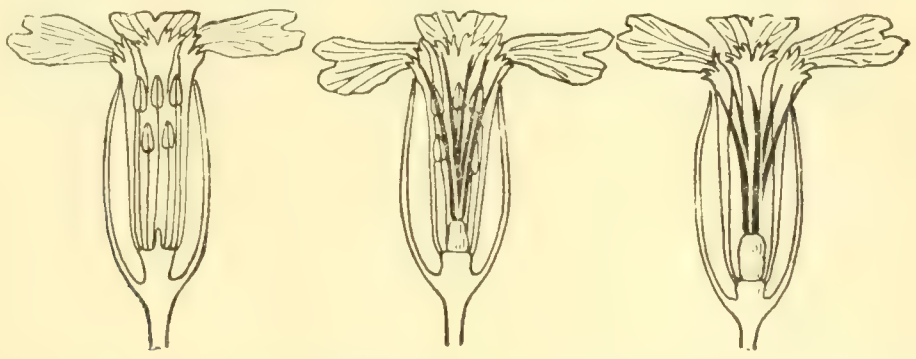


Fig. 171. Blüten von *Melandrium album*. Links eine männliche, rechts eine weibliche, in der Mitte eine infolge Pilzinfektion scheinbar zwitterig gewordene Blüte (halbiert): die in der Figur nicht sichtbaren, aber stets vorhandenen Antherenanlagen der weiblichen Blüte sind durch *Ustilago violacea* zur Weiterentwicklung angeregt worden. Aus Göbel (1913, S. 338, Fig. 337).

durch veranlaßt, daß weibliche Blüten von *Ustilago violacea* befallen wurden, einem Pilz, der die Ausbildung der sonst auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen bleibenden Staubblattanlagen veranlaßt“ (Fig. 171); in den Antheren bilden sich aber statt der Pollenkörner *Ustilago*-Sporen aus, der weibliche Sexualapparat verkümmert größtenteils“. Nach Strasburger (1910 d, S. 487), der sich besonders eingehend mit den an *Melandrium album* und *rubrum* hervorgerufenen Geschlechtsänderungen beschäftigt hat, steht in den infizierten Blüten weiblicher *Melandrium*-Stöcke das Auftreten von Staubblättern nicht in Korrelation zu dem erst nachher erfolgenden Zurückbleiben der Fruchtknotenentwicklung, sondern zu einer spezifischen Wirkung des Parasiten, die dahin führt, „daß die Antheren erzeugt werden, die er zu seiner Ernährung und zur Erzeugung seiner Brandsporen braucht. Die Entziehung der Nahrung dürfte es vor allem sein, die dem Fruchtknoten der Blüte dann nicht mehr gestattet, völlig auszureifen“.

In anderen Fällen werden durch Brandpilze an männlichen Blüten Merkmale hervorgerufen, die sonst weiblichen Blüten zukommen. So soll (vgl. Julin, 1894, S. 602) *Ustilago Caricis* in den männlichen Blütenständen von *Carex praecox* die Entwicklung der sonst abortierten Ovarien hervorrufen. *Tilletia Buchlaeana* infiziert die männlichen Pflanzen von *Buchlaea dactyloides* und veranlaßt die Ausbildung anormal großer Fruchtknoten. Ähnliches ist für andere Gramineen und weitere Caryophyllaceen festgestellt worden.

*a* *b*

Fig. 172. Deformation der Blüten und Blütenstände von *Crepis biennis*. *a* Blütenstand und Blatt in normaler Ausbildung, *b* 3 normale und zwei durch Eriophyes infizierte, deformierte Blütenstände mit vergrünten Blüten. $^1/_3$ $^1/_2$ nat. Größe. Aus Potonié (1912, S. 273/74, Fig. 3 und 4).

In diesen letztgenannten Fällen veranlassen die von einem Parasiten ausgehenden Reize eine sonst ausbleibende Entwicklung gewisser generativer Organe. In der Regel führen sie aber doch nicht zur normalen Entwicklung und Funktionsfähigkeit der geförderten Organe und sind zudem von der Degeneration oder doch von weitgehender Schädigung anderer Blütenteile begleitet.

Die allgemeine Bedeutung des Parasitismus für das Auftreten von Entwicklungshemmungen und Entwicklungsabweichungen im Pflanzenreich ist verschieden gewertet worden. Peyritsch (1888, S. 605) betrachtete die Ergebnisse seiner interessanten Versuche als „eine weitere Stütze für die Lehre, daß weitaus die meisten Krankheiten und Bildungsabweichungen durch parasitische Organismen bewirkt werden“. Soweit es sich um eigentliche Krankheiten handelt, kann man, wie Vöchting (1898, S. 470) schreibt, dieser Ansicht zustimmen, nicht aber hinsichtlich der Bildungsabweichungen. „So gewiß es nach den von Peyritsch angestellten und älteren Ver-

suchen ist, daß manche der ins Gebiet der Teratologie gehörenden Erscheinungen durch den Einfluß von Parasiten hervorgerufen werden, ebenso sicher ist, daß zahlreiche andere durchaus verschiedenen Ursprungs sind." Die durch Parasiten bewirkten Abänderungen vom normalen Blütenbau stimmen größtenteils mit anderen überein, die als Folgen modifizierter Ernährungsverhältnisse, chemischer oder physikalischer Beeinflussungen auftreten. Auch experimentelle Störungen der Korrelationsverhältnisse von Organen führen, wie die von Klebs (vgl. 1906, 1916b) und Blaringhem (1907, 1911) erzeugten künstlichen Metamorphosen und Anomalien zeigen, zum selben Resultat.

Sicher aber ist, daß Parasitismus, im besonderen in der Blütenregion der Pflanzen deren Sterilität fördert. Hierin herrscht durchaus Übereinstimmung mit dem Tierreich. Verschiedene Formen des Parasitismus, z. B. Entwicklung von Parasiten in den Gonaden von Tieren, führen zu Sterilität. Giard (1887/88) faßte diese Erscheinungen unter der Bezeichnung parasitäre Kastration[1]) zusammen, die er (1888, S. 758) im weitesten Sinne definierte, als „l'ensemble des modifications produites par un parasite, animal ou végétal, sur l'appareil générateur de son hôte ou sur les parties de l'organisme en relation indirecte avec cet appareil".

Über die Erblichkeitsverhältnisse der durch Parasitenwirkung hervorgerufenen Abänderungen in den Fortpflanzungsorganen und der damit in Verbindung stehenden teilweisen oder völligen Sterilität ist noch nicht viel bekannt. Durchaus eindeutig scheinen die Verhältnisse im Tierreich zu liegen. Schon Giard hat hervorgehoben, daß der parasitären Kastration nicht der Charakter einer definitiven Kastration zukommt. Sie ist nur temporär. Sind die Sterilität hervorrufenden Parasiten abgestorben oder entfernt, so können sich sowohl die Geschlechtstätigkeit als auch die sexuellen Charaktere entfalten. Weniger gleichmäßig sind die bisherigen Befunde im Pflanzenreich gedeutet worden. Die Ähnlichkeit gewisser erblicher Bildungsabweichungen mit den durch Parasitismus hervorgerufenen Erscheinungen, die häufige Degeneration der Geschlechtsorgane, die partielle oder vollständige Sterilität, machen es begreiflich, daß zu wiederholten Malen kausale Beziehungen zwischen Parasitismus und der Ausbildung erblicher Bildungsabweichungen sowie erblichen Geschlechtsverlustes und Sterilität angenommen worden

[1]) Zahlreiche Beispiele derselben sind von ihm und anderen Autoren im besonderen bei Krustaceen, Insekten, Mollusken und Echinodermen beobachtet worden. Eine eingehende Zusammenstellung derselben hat Julin (1894) gegeben; die wichtigsten Beispiele und die Literatur sind bei Godlewski (1912—14, S. 594) aufgeführt.

sind. Das entsprach auch völlig der Anschauungsweise der biologischen Forschung im engeren Sinne (Ökologie), die während langer Zeit bewußt, später häufig auch unbewußt auf Grund der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften gearbeitet hat. Außer dieser im Unterbewußtsein vieler Biologen tätigen Vorliebe für lamarckistische Anschauungen scheinen für die Annahme jener kausalen Beziehungen auch einzelne neuere, auf exakten Methoden basierende Erfahrungen der experimentellen Zoologie und Botanik zu sprechen. Diese haben gezeigt, daß unzweifelhaft gewisse experimentell herbeigeführte Änderungen auf die Nachkommenschaft übertragen werden können. Auf botanischem Gebiete haben das vor allem die Untersuchungen von Klebs (vgl. z. B. 1909, 1916b) dargetan. Noch nicht entscheidend genug allerdings sind deren Ergebnisse, wie Klebs (1909, S. 27) selbst aussagt, zur Beantwortung der Frage, ob es möglich ist, neue Rassen auf experimentellem Wege zu gewinnen. „Denn aus dem Verhalten der ersten Generation kann man den Grad der Erblichkeit nicht beurteilen. Die Einwirkung auf die Geschlechtszellen kann sich auf die ersten Nachkommen beschränken und durch die Gegenwirkungen der normalen Kulturbedingungen wieder beseitigt werden.“ Ebenso vorsichtig ist die Erblichkeit der von Blaringhem experimentell erzeugten Anomalien zu beurteilen. In seiner Besprechung der von Blaringhem an *Zea Mays* durch Verletzung hervorgerufenen Bildungsabweichungen weist Goebel (1913, S. 335) darauf hin, daß diese Versuche mit Kulturpflanzen angestellt worden sind, von denen zahlreiche zu Mißbildungen befähigte Rassen existieren. Bei den durch Verletzungen ausgelösten Organbildungen handelt es sich also nach seiner Ansicht darum, daß eine sonst nur gelegentlich zutage tretende Fähigkeit zu abnormer Ausbildung infolge der veränderten Ernährungsverhältnisse sich häufiger und stärker manifestiert. Da auch die Samen der unter abnormen Bedingungen ausgebildeten Blüten unter denselben abnormen Verhältnissen entstanden, hält er es für sehr wohl möglich, daß auch bei deren Nachkommen die abnormen Gestaltungsverhältnisse stärker als gewöhnlich zutage treten. „Ob aber die weiteren Generationen, falls sie unter ‚normalen‘ Verhältnissen sich entwickeln, die Disposition zu abnormer Ausbildung gleichfalls in verstärktem Maße zeigen, scheint mehr als fraglich — wahrscheinlicher ist es, daß sie die Eigenschaften der ursprünglichen Versuchspflanzen aufweisen werden!“

Ist also mit diesen und anderen Versuchen die Erblichkeit künstlich erzeugter Variationen und Mutationen noch nicht absolut bewiesen, so erscheint sie doch möglich. Dann rückt aber die Erzeugung erblicher Abänderungen in den Korrelationen von Organen und neue Gestaltung einzelner Organe unter dem Einfluß parasi-

tärer Einwirkungen ebenfalls in das Bereich experimenteller Forschung. Die im Laboratoriumsexperiment mögliche Beeinflussung einer Pflanze durch Änderung äußerer physikalischer Faktoren oder Einwirkung chemischer Agentien wird sowohl nach Intensität als Qualität — wenigstens für die befallenen Organe — wohl vielfach übertroffen durch die physikalische und stoffliche Einwirkung eines Parasiten auf seine Wirtpflanze. Es könnte also erwartet werden, daß diese im Gefolge der viel weitergehenden Störung des normalen Verlaufes ihrer Baustoffbildung und -Verteilung auch solche Veränderungen erfährt, die sich bis in die Konstitution der Geschlechtszellen geltend machen. Offenbar ist das aber in den meisten Fällen von Parasitismus im Pflanzenreich nicht der Fall. „Die Eiche und andere Bäume müssen seit uranfänglichen Zeiten Gallen getragen haben und doch produzieren sie keine erblichen Auswüchse", schreibt Darwin (1868, II. S. 31). Auch für die Annahme einer allmählichen Entstehung der jetzt existierenden erblich sterilen Pflanzenformen aus Fällen der individuellen Sterilität infolge parasitärer Einwirkungen sind zurzeit noch ebensowenig Anhaltspunkte vorhanden wie für die Erblichkeit von Gallen und anderen auf parasitärer Einwirkung beruhenden Mißbildungen. Wer trotzdem behaupten wollte, daß vielleicht doch manche Bildungsabweichungen von Kulturpflanzen dem Einfluß unbekannter Parasiten ihre Entstehung verdanken, der hätte, wie schon Vöchting (1898, S. 471) bemerkte, eine wichtige Bedingung zu erfüllen, „nämlich zu beweisen, daß solche Anomalien den Nachkommen der befallenen Pflanzen erblich übertragen werden können." Es ist nicht zu erwarten, daß Versuche in dieser Richtung zu positiven Resultaten führen werden. Alle zurzeit bekannten Tatsachen sprechen dafür, daß im Tier- und Pflanzenreich erbliche Einschränkung der Fertilität oder erbliche Sterilität infolge parasitärer Wirkungen nur in Verbindung mit erblichem Parasitismus, also Übertragung des Parasiten in irgendeiner Weise auf die Nachkommenschaft, zu erwarten ist.

## V. Zusammenfassung und Thesen.

Die bei einzelnen Arten zahlreicher Verwandtschaftskreise der Pflanzen, von den Algen bis zu den Angiospermen, vorkommende teilweise oder völlige Sterilität ist nicht ausschließlich eine Folge von Bastardierung. In der Fortpflanzungssphäre der Organismen kann, ebensowohl wie in allen anderen Lebenserscheinungen, derselbe Effekt durch verschiedenartige Faktoren, z. B. Ernährungs- und klimatische Einflüsse, Entwicklungsstörung durch pflanzliche oder tierische Parasiten usw., hervorgerufen werden. Für zahlreiche Bei-

spiele individueller Sterilität, sowie für einige Fälle konstanter Sterilität von Rassen oder Arten sind nicht Bastardierungsvorgänge, sondern andere mehr oder weniger klar zu übersehende Ursachen festgestellt worden. Für die Mehrzahl aller Vorkommnisse des erblichen oder doch über Generationen sich erhaltenden Geschlechtsverlustes bleibt Annahme hybriden Ursprunges immerhin die aussichtsreichste Hypothese.

Thesen:

1. Verschiedene auffallende Abweichungen vom normalen Bau der Blüten, wie petaloide Ausbildung des Kelches, Entstehung von Pelorien, sind häufig mit Unfruchtbarkeit verbunden. Die Mißbildung an sich kann, da sie die eigentlichen Reproduktionsorgane nicht immer affiziert, kaum als direkte Ursache der Sterilität angesehen werden, um so weniger, als nicht nur sterile, sondern auch äußerst fertile Calycanthema-Formen und Pelorien bekannt sind. Änderungen der Außenbedingungen kommen als direkte Ursache der Petalodie und Pelorie ebenfalls nicht ernstlich in Frage. Sie beruhen auf inneren Ursachen, die ihrerseits wieder in Änderungen der Konstitution der betreffenden Spezies infolge Kreuzung in der Aszendenz begründet sein könnten.

2. Abdämmung von Nährstoffen, vielleicht in Kombination mit verschiedenartiger Beeinflussung durch äußere Faktoren, spielt bei der Ausbildung der Blüten und Früchte vieler Pflanzen eine Rolle. Sie führt zur Sterilität einzelner Blüten, einzelner Blütenstände, seltener zur völligen Sterilität ganzer Individuen einzelner Arten, dagegen nicht zur Entstehung völlig steriler Rassen.

3. Apospor entstehende diploide Gametophyten monözischer Laubmoose sind in der Regel fertil, nur ausnahmsweise steril. Dagegen scheint Sterilität konstant mit der Diploidie und Monözie der apospor entstehenden Gametophyten diözischer Laubmoose verbunden zu sein.

4. Auslösung von Laubmoos-Aposporie ist nicht nur experimentell möglich, die Bedingungen dafür können auch in der freien Natur gegeben sein (Protonemabildung an jungen Sporogonien, die durch Tierfraß oder anderweitige Schädigungen verstümmelt worden sind). Die bivalenten Rassen der Moose kommen in der Üppigkeit der vegetativen Entwicklung zum mindesten den typischen Formen gleich, ihre Konkurrenzfähigkeit im Kampf um den Standort steht außer Frage. Es ist daher mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei den Laubmoosen neben der Bastardierung auch die Aposporie zur Bildung von sterilen und sich rein vegetativ erhaltenden Formen beigetragen haben kann.

5. Die auf vegetativem Wege entstandenen tetraploiden *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum*-Rassen Winklers sind trotz der Verdoppelung ihrer an sich schon hohen Chromosomenzahl nicht völlig steril. Sie weisen eine beschränkte Fertilität auf, die — vergleichbar derjenigen der Bastarde — in starkem Grade von der Lebenslage und wohl auch vom Lebensalter der zur Blüte kommenden Pflanzen abhängig ist. Wahrscheinlich wird sich die Fertilität in der aus Samen gezogenen Nachkommenschaft diploider *Gigas*-Formen noch erhöhen; doch dürfte noch weitergehende Steigerung der Chromosomenzahl zu völliger Sterilität führen.

Die experimentelle Erzeugung völlig steriler, sich aber vegetativ selbsttätig reproduzierender Formen dürfte möglich sein, wenn es gelingt, auf dem von Winkler gewiesenen Wege, z. B. *Solanum tuberosum* oder eine andere knollenbildende Art tetraploid oder in noch höherem Grade polyploid zu machen.

6. Tetraploide *Solanum*-Formen sind vorläufig nur unter Bedingungen entstanden, die in der Natur kaum je realisiert sein dürften. Da die Möglichkeit ihres Auftretens in Form reiner Adventivsprosse an gewöhnlichen Dekapitationsstellen noch nicht nachgewiesen ist, liegen keine Anzeichen dafür vor, daß apogame oder sterile Rassen mit erhöhter Chromosomenzahl in der Natur auf eine den Winklerschen Versuchen einigermaßen vergleichbare Art und Weise entstanden sein könnten.

7. Neben Chromatin- und Chromosomenvermehrung sind auch Chromatinverminderung und Ausfall von Chromosomen als Ursachen oder Begleiterscheinungen von Sterilität angegeben worden. Innerhalb der Gattung *Muscari* ist eine mit der fortschreitenden Abnahme der Fertilität ungefähr parallel laufende, immer deutlicher hervortretende Rückbildung bestimmter Chromosomenpaare feststellbar. Solange ähnliche Beobachtungsreihen in anderen Verwandtschaftskreisen mit Sterilität fehlen, bleibt die Natur der inneren Beziehungen zwischen Chromatindiminution und Sterilität von *Muscari* völlig unbekannt.

8. Künstliche Veränderung von Außenbedingungen, so z. B. Bestrahlung mit Röntgen- oder Radiumstrahlen, Einwirkung von Narcotica, wie Chloroform und Chloralhydrat, veranlassen bei normalgeschlechtlichen Arten vielfach Abnormitäten in der Teilung der Sporen- und Pollenmutterzellen, zum Teil ähnlich denjenigen, die bei Hybriden festgestellt worden sind. Andere Abnormitäten sind mit einer völligen Unterdrückung der allotypischen Teilungen verknüpft und führen zur Bildung von diploidkernigen generativen Zellen.

Sofern die diploidkernigen Pollenkörner nach Übertragung auf die Narbe oder die Samenanlagen zur Schlauchbildung und ihre Sperma-

kerne zur Befruchtung von normal entwickelten Eizellen befähigt sind, ist die Möglichkeit zur experimentellen Erzeugung von Keimen mit abgeänderter Chromosomenzahl gegeben. Ob solche Versuche zur Entstehung fertiler oder steriler heteroploider Formen führen werden, wird wie bei den unter 3 und 5 genannten Experimenten von der Geschlechtsverteilung und der Höhe des Chromosomensatzes der Versuchspflanzen abhängig sein.

9. In der Natur ist eine zu ähnlichen Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang der Gonotokonten führende chemische Beeinflussung wohl ausgeschlossen. Immerhin könnten gelegentliche Änderungen der beeinflussenden Faktoren (im besonderen niedere Temperaturen) ebenfalls zur Entstehung von Gameten und Zygoten mit veränderter Chromosomenzahl Anlaß geben. Doch ist nicht denkbar, daß die auffallende Verschiedenheit der Chromosomenzahlen innerhalb zahlreicher Verwandtschaftskreise und in diesen speziell wieder die zahlreichen Formen mit Apogamie oder sonstiger asexueller Fortpflanzung auf diese Weise entstanden sind.

10. Die Domestikation übt einen starken Einfluß auf das Fortpflanzungssystem der Pflanzen aus, im besonderen, wenn der domestizierte Zustand mit einer Verpflanzung in eine verschiedene klimatische Zone kombiniert ist. Für keine einzige Kulturpflanze ist aber der Nachweis erbracht, daß durch Domestikation ursprünglich normal sexueller Individuen plötzlich oder im Verlaufe mehrerer Generationen durch Steigerung einer anfänglich nur partiellen Sterilität absolute Sterilität entstanden ist. Ebensowenig ist erwiesen, daß sich die Sterilität domestizierter Individuen nach dem Zurückversetzen derselben unter die früheren Bedingungen während Generationen erhält und nicht wieder in Fertilität zurückschlägt.

11. Das Variationsvermögen kultivierter Pflanzen soll durch die Kultur selbst gesteigert werden. Besonders glaubhaft erscheint ein Effekt der Kultur in dieser Richtung, wenn die in Zucht genommenen Pflanzen von Anfang an als Bastarde heterozygotisch sind oder in der Kultur selbst spontan oder infolge künstlicher Kreuzung Bastarde entstanden sind.

Für den hybriden Ursprung vieler Kulturpflanzen spricht der Umstand, daß ihre Sterilität sich häufig in denselben Störungen der Pollenbildung äußert, die auch für Bastarde typisch sind. Als Ursache für das Vorkommen absoluter Sterilität bei Kulturpflanzen dürfte also neben, besser aber wohl an Stelle der Einflüsse der Kultur hybrider Ursprung zu setzen sein.

12. Unfruchtbarkeit der Blüten mit teilweiser oder völliger Verbildung des Pollens und der Ovula ist bei eingebürgerten exo-

tischen Pflanzen (z. B. *Acorus Calamus*) festgestellt worden. Die seit 1836 auf dem europäischen Kontinent ausschließlich in weiblichen Exemplaren verbreitete und auf vegetativem Wege vermehrte *Elodea canadensis* erzeugt in den Fruchtknoten ihrer Blüten eine kleinere Anzahl von Samenanlagen als in Amerika. Die zur Ausbildung gelangenden Samenanlagen haben ihre Befruchtungsfähigkeit noch nicht eingebüßt und es ist zu erwarten, daß aus Europa nach Amerika zurückverbrachte weibliche Pflanzen dort wieder das normale Verhalten annehmen würden, eine erbliche Fixierung der in Europa aufgetretenen Abweichung noch nicht erfolgt ist.

Ebensowenig wie für *Elodea* ist für irgendeine andere der in historischer Zeit eingebürgerten Pflanzen festgestellt, daß sie an ihren neuen Standorten einen definitiven Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erlitten hätte.

13. Alpine und nordische Pflanzen kommen an den Grenzen ihrer natürlichen Verbreitungsareale mit Populationen steril bleibender Individuen vor. Von diözischen Arten gehen häufig die weiblichen Pflanzen weiter nach Norden. Wo Beziehungen zwischen Klimaänderung und dem Fehlen männlicher Pflanzen vorhanden sind, führte das allmähliche Verschwinden der männlichen Pflanzen auch zu einer immer stärkeren Einschränkung und schließlich zur völligen Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung und der Samenbildung. Auch für diese an der Grenze ihres Verbreitungsgebietes vorkommenden Populationen steriler Individuen ist, ebensowenig wie für die eingebürgerten exotischen Pflanzen und die Kulturpflanzen, der Nachweis erbracht, daß die Hemmung der Frucht- und Samenbildung zu einem definitiven und erblichen Verlust der Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung geführt hat.

14. In der Sexualsphäre vieler Pflanzen werden Störungen des normalen Verlaufes durch pflanzliche und tierische Parasiten veranlaßt. Die infolge parasitärer Einwirkung auftretenden Abänderungen vom normalen Blütenbau (partielle oder völlige Sterilität von Staub- und Fruchtblättern, Änderung der Geschlechtsverhältnisse einzelner Blüten oder ganzer Pflanzen, Vergrünen von Blüten, Petalodie usw.) stimmen zum Teil überein mit solchen, von denen angenommen wird, daß sie, wie z. B. die Erscheinungen der Calycanthemie und der Pelorie, aus inneren Gründen auftreten können. Andernteils stimmen sie überein mit solchen Störungen der Korrelationsverhältnisse unter den Organen, die als Folgen modifizierter Ernährungsverhältnisse, oder von chemischen und physikalischen Beeinflussungen experimentell hervorgerufen werden können.

15. Für die Annahme allmählicher Entstehung der jetzt existierenden absolut sterilen Pflanzenformen aus Fällen der individuellen

Sterilität infolge parasitärer Einwirkung sind ebensowenig Anhaltspunkte vorhanden, wie für die Annahme der Erblichkeit von Gallen und anderen auf parasitärer Einwirkung beruhenden Mißbildungen. Alle zurzeit bekannten Tatsachen sprechen dafür, daß im Tier- und Pflanzenreich erbliche Einschränkung der Fertilität und absolute Sterilität infolge parasitärer Wirkung nur in Verbindung mit erblichem Parasitismus, also bei embryonaler Übertragung des Parasiten auf die Nachkommenschaft, zu erwarten sein wird.

Fünfzehntes Kapitel.

# Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung.

Einer Übersicht der Fortpflanzungserscheinungen bei Bastarden auf Grund der neuen Hypothese, sowie einer kurzen Besprechung der Beziehungen zwischen Bastardierung und Apogamie einerseits, des Artbegriffes und der Artbildung anderseits, sei das Schlußkapitel gewidmet.

## 1. Übersicht über die Fortpflanzungserscheinungen der Bastarde.

Nach ihren Fortpflanzungserscheinungen sind bis jetzt im Tier- und Pflanzenreich fertile und sterile Bastarde unterschieden worden. Die in den vorstehenden Kapiteln entwickelte und begründete Hypothese nimmt die Existenz einer dritten großen Gruppe, der apogamen Bastarde an. Sie gilt zunächst nur für das Pflanzenreich, denn eine mit völligem Geschlechtsverlust einhergehende Apomixis scheint im Tierreich, wenigstens bei allen höher organisierten Tieren, zu fehlen.

Unterschiede zwischen tierischen und pflanzlichen Bastarden hinsichtlich ihrer Erhaltung und Vermehrung fallen ohne weiteres auf. Sie sind begründet in der verschiedenen Rolle, welche der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in den beiden Organismenreichen für die Erhaltung der einzelnen Spezies zukommen. Die allen Stämmen des Pflanzenreiches, auch den höchstorganisierten Pflanzen eigene Fähigkeit zu ausgiebiger vegetativer Vermehrung, neben oder an Stelle geschlechtlicher Fortpflanzung, fehlt den höher organisierten Tieren. Dies steht wieder im Zusammenhang mit dem Gegensatze zwischen der früher oder später völlig abgeschlossenen Ontogenie des tierischen Organismus und der ununterbrochenen Tätigkeit von Vegetationspunkten und der Neubildung von Organen an Pflanzen. Soll also trotz des fundamentalen Unterschiedes in der Organisation des Pflanzen- und Tierkörpers geprüft werden, ob die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie auch auf das Tierreich ausgedehnt werden kann, so erscheint es von vornherein unwahrscheinlich, ja ausgeschlossen, entsprechende Verhältnisse in solchen Verwandtschafts-

kreisen aufzufinden, die ausschließlich geschlechtliche Fortpflanzung aufweisen. Daher ist Apogamie auch in denjenigen Verwandtschaftskreisen des Tierreiches — Echinodermen, Würmer — nicht zu erwarten, deren Vertreter sich so gut zu Versuchen über künstliche Parthenogenesis und Pseudogamie eignen. Eher könnte sie bei solchen Tieren zu finden sein, deren Entwicklungszyklus geschlechtlich erzeugte und parthenogenetisch entstehende Individuen in bestimmtem Wechsel umfaßt.

In der Gesamtheit ihrer Fortpflanzungsvorgänge direkt mit den höheren Pflanzen vergleichbar und vielleicht zu denselben Modifikationen der Fortpflanzungsvorgänge befähigt, sind wohl nur diejenigen Tiergruppen, deren Arten stockbildend auftreten und deren Individuen sich nicht nur geschlechtlich, sondern auch durch Teilung und Knospung fortpflanzen. Das ist bei Protozoen, vor allem bei einigen koloniebildenden Ciliaten, unter den Metazoen bei Coelenteraten, Rotatorien, Tunicaten und Bryozoen der Fall.

Wenn sich Vertreter dieser Gruppen für Bastardierungsversuche eignen, so ist die Möglichkeit vorhanden, daß — je nach dem Grade der Verwandtschaft der ausgewählten Elternpaare — aus ihrer Kreuzung außer fertilen auch sterile Bastarde hervorgehen. Durch Teilung und Knospung würden auch die letzteren stockbildend tätig sein und könnten, genau wie vegetativ sich erhaltende Pflanzenbastarde, zur Entstehung ganzer Populationen führen. Wie für die Pflanzen würde auch für solche Tierbastarde die Möglichkeit offenstehen, die vegetative Vermehrung durch unbefruchtete, diploide Eier zu besorgen. Aus diesen ginge, wie durch jede andere Art der Apomixis, eine konstante Nachkommenschaft hervor, da sie ohne Chromosomenreduktion und damit auch ohne jede Veränderung des durch die Kreuzung zustande gekommenen heterozygotischen Chromosomensatzes entstehen würde. Ob in der Natur solche Bastardformen existieren und ob die unserer Fragestellung entsprechenden Versuche durchzuführen sind, muß ich dem Urteil und Ermessen der Zoologen anheimstellen.

Soweit ich die Verhältnisse zu übersehen vermag, ist vielleicht die Möglichkeit in Erwägung zu ziehen, daß auch in einigen weiteren Klassen des Tierreiches einzelne Formen unter dem Einfluß artfremder Bastardierung einen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erlitten haben und sich durch obligat eingeschlechtliche Fortpflanzung erhalten. Für eine Anzahl Würmer (vgl. z. B. Godlewski, 1912/14, S. 668 und 1915, S. 463), für verschiedene Phasmiden und Gallwespen wird in der Literatur angegeben, daß sie konstant parthenogenetisch seien, ihre Reproduktion aus Eiern stets ohne Befruchtung verlaufe. Von einigen dieser Formen

sind bereits größere Reihen ausschließlich parthenogenetischer Generationen gezogen worden, die ausschließlich aus Weibchen bestanden. Männchen traten in diesen Zuchten niemals auf, zyklische oder heterogonische Parthenogenesis, d. h. Wechsel der parthenogenetischen Zeugungsform mit geschlechtlicher Reproduktion in gesetzmäßigem Rhythmus, scheint nicht vorzuliegen. So erwähnt M. Daiber (1904), daß bei Bacillus rossii Fabr., B. gallicus und bei Eurycnema herculeana Männchen außerordentlich selten sind. Von isolierten Weibchen dieser und anderer Phasmiden sind parthenogenetisch entwicklungsfähige Eier gewonnen worden, aus denen ausschließlich Weibchen hervorgingen. M. Daiber hat schon 1904 die Möglichkeit der Erzeugung zweier aufeinanderfolgender parthenogenetischer Generationen von B. rossii in Gefangenschaft festgestellt. Später hat v. Baehr (1907, S. 189) neun, M. Daiber (nach freundlicher mündlicher Mitteilung) sogar mehr als zehn weitere Generationen herangezogen, ohne daß einmal ein Unterbruch der parthenogenetischen Fortpflanzung durch Erzeugung einer zweigeschlechtlichen Generation erfolgt wäre. Wird diese vielleicht durch die Einflüsse der Gefangenschaft verhindert? Sollte dies, was allerdings nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, der Fall sein, so wäre zu prüfen, ob die in Gefangenschaft parthenogenetisch entstandenen Weibchen von im Freien gesammelten Männchen begattet würden und ob aus den befruchteten Eiern wieder Männchen und Weibchen hervorgingen. Die Befruchtungsmöglichkeit der sonst parthenogenetischen Eier von Bacillus rossii würde haploide Parthenogenesis voraussetzen. Wahrscheinlich ist aber der Verlauf der Eireifung und die Bildung der Richtungskörperchen nicht von einer Reduktionsteilung begleitet. Es liegt also, sofern künftige Untersuchungen des offenbar große Schwierigkeiten bietenden Objektes die Ergebnisse von v. Baehr (1907) in dieser Richtung sichern, eher diploide Parthenogenesis vor. Wäre diese gleicher Art wie diejenige anderer Insekten (vgl. S. 152), in deren Entwicklungszyklus geschlechtlich erzeugte und parthenogenetisch entstehende Individuen abwechseln, so dürfte sie wohl ebensowenig von einem Geschlechtsverlust begleitet sein. Liegt aber wirklich Verlust der Fähigkeit zur Erzeugung befruchtungsbedürftiger Eier vor, so drängt sich die Frage auf, ob nicht bei Bacillus rossii und anderen sich ähnlich verhaltenden Insekten, gleich wie bei *Chara crinita*, neben einer sexuellen Rasse noch eine apogame weibliche Form vorkommt. Die erstere würde zyklische oder heterogonische Parthenogenesis aufweisen und in gesetzmäßigem Wechsel parthenogenetische Weibchen und haploide Geschlechtszellen erzeugende Männchen und Weibchen liefern; letztere würde ausschließlich aus di- oder heteroploiden Weibchen bestehen, die aus ebensolchen Eiern immer wieder nur Weibchen erzeugen.

Das Vorherrschen der Weibchen und lokal völliges Fehlen von Männchen wäre dann durchaus dem so verschieden häufigen Vorkommen der befruchtungsbedürftigen und der apogamen *Chara crinita* zu vergleichen und anzunehmen, daß die sich eingeschlechtlich fortpflanzende Form die ursprüngliche, mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung lokal verdrängt hat. Ob die Entstehung der eingeschlechtlichen aus der zweigeschlechtlichen Rasse unter dem Einfluß artfremder Befruchtung erfolgt ist und die eingeschlechtlichen Phasmiden, wie unsere Hypothese annimmt, ebenfalls Bastarde sind, darüber eingehender zu diskutieren und Versuche anzustellen muß den Zoologen und Entomologen überlassen bleiben.

Da also zurzeit noch nicht sicher zu entscheiden ist, ob im Tierreich ebenfalls der Apogamie der Pflanzen vergleichbare Fortpflanzungsvorgänge spontan vorkommen oder im Experiment zu erzeugen sind, nimmt die nachfolgende Übersicht über die Fortpflanzungsmöglichkeiten bei Bastarden nur Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Pflanzen. Die Pflanzenbastarde und ihre Nachkommen (vgl. S. 594) sind nach unserer Hypothese, entsprechend der Art ihrer Fortpflanzungserscheinungen, in 3 Hauptgruppen zu teilen, die unter sich durch zahlreiche Übergänge und Zwischenformen verbunden sind. Diese Gruppen sind:

1. Artbastarde mit völlig normaler oder nur teilweise gestörter geschlechtlicher Fortpflanzung in der $F_1$-Generation. Diese selbst ist mehr oder weniger intermediär, dem einen oder anderen Elter ähnlich oder fast gleich (metro- oder patroklin, metro- oder patromorph). Ihre spätere Nachkommenschaft zeigt von der zweiten Filialgeneration an entweder

Spaltung in die Elternarten,

Konstanz metrokliner oder patrokliner Formen bei Inzucht,

Entstehung konstanter neuer, zum Teil intermediärer Formen (Neukombination der Erbeinheiten der beiden Eltern, Auftreten neuer Eigenschaften).

2. Artbastarde mit teilweisem oder gänzlichem Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung und Ersatz durch verschiedene Formen der ungeschlechtlichen Keimbildung. Bei den asiphonogamen und siphonogamen Embryophyten ist mit dieser Art der Fortpflanzung die Beibehaltung des Generationswechsels und des vollständigen oder teilweisen Verlaufes der Sporen- und Geschlechtszellenbildung verbunden[1]).

a) Im einfachsten Falle, d. h. der ursprünglichen geschlechtlichen Fortpflanzung am nächsten stehend, erfolgt die Bildung eines Keimes aus einer diploiden Eizelle unter Aus-

[1]) Hierher rechnet man in der Regel auch diejenigen Fälle, in welchen die Sporenbildung selbst ganz oder teilweise unterdrückt wird, resp. die Sporenmutterzellen oder ihre Tochterzellen als Sporen funktionieren.

fall der Reduktionsteilung, zum mindesten bei der Tetradenteilung der Makrosporen-(Embryosack)mutterzellen (Apogamie mit ovogenem Ursprung des Keimes).

b) Eine stärkere Abweichung vom normalen Entwicklungsgang ist die Keimbildung aus anderen, vegetativen Zellen der Geschlechtsgeneration mit diploider Chromosomenzahl (Apogamie mit somatischem Ursprung des Keimes).

c) Bei Farnen und einigen Angiospermen ist als weitere Modifikation der apomiktischen Keimbildung mit Durchführung des Generationswechsels die Aposporie häufig, deren Haupteigentümlichkeit in der vorzeitigen Bildung der Geschlechtsgeneration aus diploiden Zellen des Sporophyten, also unter Ausfall der Sporenbildung, besteht. Die Keimbildung erfolgt wiederum ohne Befruchtung und ist in den einen Fällen ovogen, in anderen somatisch. Beide Generationen der apogamen und aposporen Embryophyten führen in ihren Kernen dieselbe, im Verhältnis zu den nächstverwandten geschlechtlichen Formen, zum mindesten diploide Chromosomenzahl. Auch apomiktische Formen von Thallophyten ohne antithetischen Generationswechsel, deren Diploidphase normalerweise ausschließlich aus der Zygote besteht, behalten die erhöhte Chromosomenzahl während des ganzen Entwicklungsganges bei.

d) Eine weitere Form der ungeschlechtlichen Keimbildung bei vermutlich hybriden Pflanzen ist auf die Angiospermen beschränkt. Bei der Nucellarembryonie geht die Embryobildung von Nucellus- oder Integumentzellen, also von Zellen des Sporophyten aus, die in späteren Entwicklungsstadien in den Embryosack der Samenanlagen hineinwachsen und in demselben eine Weiterentwicklung zu Embryonen erfahren.

3. Sterile Bastarde ohne eine von der früheren sexuellen Fortpflanzung ableitbare und noch mit regulärem Generationswechsel und mit Keimbildung verbundene Art der Fortpflanzung. Die eine oder andere der beiden Generationen ist dagegen zu vegetativer Vermehrung befähigt. Bei Algen und Pilzen, auch bei Moosen, ist diese Generation in der Regel der Gametophyt, bei Pteridophyten ist eine vegetative Vermehrung beider Generationen möglich. Bei den Samenpflanzen beschränkt sie sich auf die Sporophyten-Generation.

Die in der Natur vorkommenden Pflanzen ohne Befähigung zu sexueller Fortpflanzung sind offenbar nur zu einem geringen Teil unmittelbare Produkte von Kreuzungsvorgängen. Die meisten werden wohl der auf vegetativem Wege erzeugten Nachkommenschaft solcher Bastarde angehören. Nur für die wenigsten natürlichen „Artbastarde“ wird ohne weiteres zu entscheiden sein, ob sie

einer unmittelbar entstandenen $F_1$-Bastard-Generation angehören oder Nachkommen von Bastarden[1]) sind. Nur von solchen sterilen Bastarden, denen das Vermögen zu vegetativer Vermehrung völlig abgeht, ist jedes einzelne Exemplar das unmittelbare Produkt einer illegitimen Befruchtung. Der Anteil dieser letzteren Kategorie von Bastarden an der Zusammensetzung der Pflanzenwelt ist abhängig von der Häufigkeit des betreffenden Bastardierungsvorganges und von der Lebensdauer (ein- oder zweijährige Kräuter, ausdauernde Stauden, Sträucher und Bäume) der Bastardeltern. Sterile Bastarde ausdauernder Stauden, im besonderen aber solche von Bäumen und Sträuchern, werden, auch wenn der zu ihrer Bildung führende Kreuzungsakt nicht häufig eintritt, auch ohne natürliche Vermehrung verhältnismäßig zahlreich scheinen, da das einzelne Exemplar lange Zeit erhalten bleibt. Sterile Bastarde kurzlebiger Arten ohne vegetative Propagation werden naturgemäß nur als Glieder einer $F_1$-Generation vorkommen und daher im allgemeinen seltener sein.

In der Natur wie unter der Kultur des Menschen bleiben zahlreiche sterile Artbastarde nicht nur über die normale Lebensdauer der Individuen normal sexueller Arten hinaus erhalten, sondern erfahren durch die Mittel der vegetativen Propagation eine Vermehrung der Individuenzahl. Sie erfolgt in der Natur durch Fragmentation des Thallus, Schwärmerbildung, Knospung, Conidien usw. bei Thallophyten, durch Ausläufer, Zwiebeln, Knöllchen usw. bei höheren Pflanzen. Die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung ist dabei in der Regel von dem einen oder anderen, auch von beiden Eltern des Bastardes ererbt worden. Daneben scheint auch eine stärkere Entwicklung der vegetativen Teile und damit der ungeschlechtlichen Vermehrungsorgane in Korrelation mit dem Ausbleiben der Frucht- und Samenbildung als direkte Folge der Bastardierung nicht allzu selten zu sein.

[1]) Wenn man Bastarde definiert als „Organismen, deren Eltern verschiedenen systematischen Einheiten angehören, so hat das", wie Winkler (1912, S. 9) ausführt, „notwendigerweise zur Konsequenz, daß die Nachkommen der Bastarde (sofern sie durch Selbstbestäubung oder durch Befruchtung identischer $F_1$-Individuen entstanden sind), also die Generationen $F_2$ bis $F_n$ nicht als Bastarde gelten können. Denn sie haben ja nicht zwei zu verschiedenen Biotypen gehörige Eltern". Die definitionsgemäß erforderliche, scharfe Unterscheidung zwischen den Bastarden und ihren Nachkommen ist nach Winkler auch sachlich durchaus gerechtfertigt, da zwischen den Bastarden der ersten Generation und denen aller folgenden Generationen nicht nur der Abstammung nach, sondern auch sonst wesentliche Unterschiede existieren.

Unterschiede zwischen Bastarden und ihrer Nachkommenschaft sind nun nur bei fertilen Bastarden zu erwarten. Sterile Bastarde und ihre auf vegetativem Wege entstehenden späteren „Generationen" werden immer konstant sein. Die durch vegetative Propagation wie die durch apogame Fortpflanzung entstehenden neuen Individuen sind — vom Standpunkt unserer Hypothese aus — sich immerfort erhaltende Teile der $F_1$-Generation von Bastarden. Sie können daher ebensogut wie die unmittelbar aus dem Kreuzungsprodukt hervorgegangenen Individuen als Bastarde bezeichnet werden.

Für alle sterilen Bastarde, auch für diejenigen, welche besonderer Vermehrungsorgane entbehren, ist die Möglichkeit der künstlichen Vermehrung durch Stecklinge, durch Propfen und Okulieren gegeben. Für die Vermehrung zahlreicher Kulturpflanzen vermutlich hybriden Ursprungs wird davon häufig Gebrauch gemacht. So werden Bananen, Ananas, Zuckerrohr usw. ausschließlich durch Stecklinge, unsere nicht samenbeständigen Kern- und Steinobstsorten durch Pfropfreiser und Okulierung erhalten und vermehrt. Sie sind jedenfalls zum großen Teil Deszendenten zeitlich weit zurückliegender, vielfacher Bastardierungsvorgänge und daher nur durch das Mittel der künstlichen vegetativen Vermehrung mehr oder weniger „rein“ zu erhalten. Dasselbe gilt auch für eine große Anzahl von Sorten uralter Zierpflanzen wie Astern, Chrysanthemen, Kamelien, Nelken, Päonien und Rosen, die ebenfalls hybriden Ursprungs sind, in der Regel nicht samenecht bleiben und ausschließlich vegetativ vermehrt werden.

Eine Eigentümlichkeit vieler steriler Bastarde von Angiospermen, im besonderen wiederum von Kulturpflanzen, besteht darin, daß infolge der anormalen Entwicklung der Sporen und Geschlechtsprodukte, die Ausbildung keimhaltiger Samen unterbleibt, dagegen eine verschieden weitgehende Entwicklung der keimlos bleibenden Samenanlagen sich mit vollkommener Fruchtbildung (Parthenokarpie) kombinieren kann. Die Weiterentwicklung nicht befruchteter oder nicht befruchtungsfähiger Samenanlagen zu tauben Samen in Verbindung mit Fruchtbildung kann autonom oder induziert erfolgen. Für die Vergleichung mit den Erscheinungen der autonomen und der induzierten Apogamie sind besonders diejenigen Fälle der induzierten Parthenokarpie wichtig, bei welchen der zur Entwicklung notwendige Reiz vom Pollen derselben oder einer anderen Pflanze geliefert wird. Nach dem Ausbildungsgrad der Samenanlagen parthenokarper Pflanzen sind nach Tischler (1912b) verschiedene Stadien der allmählichen Reduktion zu unterscheiden:

1. Samenanlagen mit scheinbar normalen Embryosäcken zurzeit der Anthese.
   a) Samenanlagen mit progressiven Veränderungen im Gametophyten (Endosperm, abnormale Vergrößerung und eventuell auch Teilung des Kerns der Eizelle); Bildung tauber Samen ohne Embryo, aber mit Endosperm.
   b) Samenanlagen mit progressiven Veränderungen im Sporophyten (Nucellus oder Integumente der Samenanlagen zeigen bei Degeneration des Gametophyten Wachstumsphenomene); Bildung tauber Samen ohne Endosperm und Nährgewebe.
   c) Samenanlagen mit Degeneration aller Elemente; die Ovula

vertrocknen vollständig, ohne irgendwelche Weiterentwicklung zu erfahren.

2. Samenanlagen mit vorzeitiger Hemmung des Wachstums im Gametophyten, so daß das achtkernige Stadium des Embryosackes nicht mehr erreicht wird.

Einzelne sterile Hybriden von Angiospermen haben nicht nur das Vermögen zur Samenbildung, sondern auch zur Fruchtbildung vollkommen eingebüßt (Apokarpie). Dagegen erzeugen sie noch Blüten, die nach Ablauf der Bestäubung ohne Fruchtansatz, oder sogar ohne daß Bestäubung erfolgt, abfallen. Wiederum bei anderen Formen, besonders bei zahlreichen hybriden Thallophyten, sind die nicht mehr zur normalen geschlechtlichen Fortpflanzung fähigen Geschlechtsorgane sehr stark reduziert oder sogar völlig verschwunden. Einige hybride Angiospermen erzeugen nur noch selten vereinzelte oder überhaupt keine Blüten mehr (Apoflorie).

Es ist schon darauf verwiesen worden, daß die unterschiedenen drei Hauptgruppen der fertilen, apogamen und sterilen Bastarde nicht scharf voneinander getrennt werden können, sondern durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind. So führen Formenreihen von völliger Fruchtbarkeit zu absoluter Sterilität mit und ohne vegetativer Vermehrung, ebenso von obligater Apogamie zu völliger Sterilität. Eine eigentümliche Zwischenstellung zwischen sexuellen und apogamen Formen nehmen zahlreiche Arten der Gattung *Hieracium*, *Thalictrum purpurascens* und Formen von *Marsilia Drummondii* ein, die zum Teil apogam entwicklungsfähige, zum Teil befruchtungsbedürftige Eizellen erzeugen. Eine Verbindung zwischen den verschiedenen Gruppen apogamer und steriler Bastarde stellen die nucellarembryonaten Pflanzen her.

Die Gesamtheit aller ungeschlechtlichen Fortpflanzungserscheinungen bei Bastarden zeigt — bei Einbezug der Apogamen gemäß unserer Hypothese — eine von der normalen Amphimixis der Eltern ausgehende Reihe von immer größer werdenden Abweichungen. Sie läßt sich nicht wohl in einer tabellarischen Übersicht zusammenstellen. Dagegen macht eine Beschränkung auf die Verhältnisse bei den Pteridophyten und Angiospermen die Aufstellung einer Übersicht möglich, aus welcher die Beziehungen der verschiedenen apomiktischen Fortpflanzungsarten untereinander recht deutlich werden (vgl, S. 596a).

## 2. Apogamie, vegetative Propagation und der Artbegriff.

Nach der Hypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen ist der Anteil der Pflanzenbastarde an der Zusammensetzung der jetzigen Pflanzenwelt ein bedeutend größerer und wichtigerer als bis jetzt ganz allgemein angenommen worden ist. Das gilt für

# Übersicht über die Fortpflanzungserscheinungen der hybriden Farne und Samenpflanzen

auf Grund der Hypothese vom hybriden Ursprung der

## Apomixis.

### Fortpflanzung der Bastarde.

**Amphimixis.**
Antithetischer Generationswechsel verbunden mit Wechsel der Fortpflanzung durch Sporen und Gameten. Zygotenbildung nach legitimer oder illegitimer Befruchtung von haploidkernigen Eizellen.

**Apomixis.**
Fortpflanzung und Vermehrung unter Ausschaltung des Befruchtungsprozesses.

Bastarde ohne amphimiktische und apomiktische Fortpflanzung, nur als obligat sterile Sporophyten der $F_1$-Bastardgeneration existierend. (In der Kultur ev. Erhaltung und Vermehrung durch Stecklinge, Pfropfen, Okulieren usw.).

**Apomixis mit Beibehaltung des antithetischen Generationswechsels.**

**Apogamie.**
Bildung von Gametophyten und Keimen nach somatisch durchgeführter Teilung der Sporen- (Embryosack) mutterzellen.

**Aposporie.**
Bildung von Gametophyten unter Umgehung der Sporenbildung. Fortpflanzung der Gametophyten durch ovogene oder somatische Apogamie.

**Ovogene Apogamie.**
Keimbildung aus diploiden Eizellen

**Somatische Apogamie.**
Keimbildung aus vegetativen (diploiden) Zellen des Gametophyten.

induziert.
Weiterentwicklung der Eizelle auf äußere Einwirkung hin (Bestäubung, Pollenschlauchwachstum). („Pseudogamie.")

autonom.
Weiterentwicklung der Eizelle ohne äußere Einwirkung.

**Apomixis mit Ausschaltung des antithetischen Generationswechsels.**

**Frucht- u. Samenbildung beibehalten**

**Nucellarembryonie.**
Bildung von Früchten mit keimhaltigen Samen. Embryonale Entwicklung von Nucellus- oder Integumentzellen.

**Parthenokarpie.**
Bildung von Früchten ohne keimhaltige („taube" oder gänzlich verkümmerte) Samen.

induziert.
Bildung der Adventivembryonen nach Beginn der Keimbildung aus der befruchteten Eizelle.

autonom.
Bildung der Adventivembryonen ohne vorausgehende Bestäubung und Befruchtung.

induziert.
Fruchtbildung von äußerer Einwirkung abhängig (Bestäubung, Insektenstich usw.)

autonom.
Fruchtbildung ohne äußere Einwirkung.

**Frucht- u. Samenbildung ausfallend.**
Ev. Beibehaltung der Bildung von völlig steril bleibenden und nach der Anthese abfallenden Blüten.

**Apokarpie.**
Natürliche vegetative Propagation mit Bildung von Bulbillen, Knollen neben oder an Stelle steril bleibender Blüten.

**Apoflorie.**
Natürliche vegetative Propagation mit Bildung von Vermehrungsorganen außerhalb der Blütenregion (Bulbillen, Knollen, Zwiebeln, Ausläufer).

die Anzahl der durch Bastardierung entstandenen Formen, im besonderen aber der Bastard-Individuen, da viele geschlechtslose Pflanzen die bekanntesten fertilen und die sich nicht vegetativ fortpflanzenden sterilen Artbastarde an Individuenzahl bedeutend übertreffen. Führen also die Versuche zur experimentellen Erzeugung apogamer Bastarde auch nur in einem Falle zu positiven Ergebnissen, so kann für eine große Anzahl von Apomikten in allen Abteilungen des Pflanzenreiches, die bis jetzt als selbständige Arten betrachtet worden sind, hybrider Ursprung als erwiesen gelten. In morphologischer Hinsicht werden, wie an verschiedenen Stellen bereits ausgeführt worden ist, solche apomiktische Bastarde sich zu ihren Eltern verschieden stellen. Die einen sind intermediär, andere dem einen Elter mehr als dem anderen ähnlich. Vermutlich recht viele sind patro- oder metromorph, vom einen Elter daher, abgesehen von den Veränderungen in der Art der Fortpflanzung, nicht oder fast nicht zu unterscheiden.

Es kann die Frage aufgeworfen werden, ob die apomiktischen Pflanzenformen auch nach dem Nachweis ihres hybriden Ursprunges noch als „Arten" aufzufassen sind oder nicht. Das hängt offenbar davon ab, welche Bedeutung der Fortpflanzung bei der Fassung des Artbegriffes gegeben wird.

In der Zeit nach Linné spielte das Merkmal der Fertilität lange Zeit eine große Rolle als Kriterium der Spezifität. Die Art galt als „die oberste Sippe, die höchste systematische Einheit, deren Glieder sich miteinander frei paaren und fruchtbare Nachkommen erzeugen". Darwin hat in seiner „Entstehung der Arten" das Dogma von der Konstanz der Arten angegriffen und versucht, den Nachweis zu erbringen, daß Arten sich aus anderen, schon vorhandenen zu bilden vermögen. Sie sind nach seiner Ansicht befähigt, als Nachkommen abweichende Formen, Varietäten zu bilden, welche in der Bildung begriffene neue Arten oder Artanfänge darstellen. Infolge der Langsamkeit des Verlaufes dieser Formenbildung führt sie zur Entstehung von Übergangsformen zwischen den Arten. Deshalb hält es nach Darwin schwer, die Arten zu begrenzen und daher ist auch „der Kunstausdruck ‚Spezies' als arbiträrer und der Bequemlichkeit halber auf eine Reihe voneinander sehr ähnlichen Individuen angewendeter" zu betrachten. Die meisten Definitionen des Begriffes „Spezies", die seit Darwin sukzessive gegeben worden sind, zeichnen sich, wie aus der Übersicht von Lotsy (1913) hervorgeht, nicht durch übermäßige Klarheit und Genauigkeit aus. Den meisten derselben, im besonderen denjenigen der Botaniker, fehlt auch jeder Hinweis, welche Anforderungen hinsichtlich der Fortpflanzung an die „Arten" gestellt werden sollen. Nach Wettstein (1911, S. 14) ist als Art die Gesamtheit aller Individuen zu bezeichnen,

„welche in allen, dem Beobachter wesentlich erscheinenden Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen". Faßt man mit de Vries (1903, II. S. 644) „jede Form, welche durch Neubildung einer inneren Anlage entstanden ist, als Art, jede andere, welche ihre Eigentümlichkeit nur einer Umprägung einer bereits vorhandenen Anlage verdankt, als Varietät auf", so sind sicherlich alle Apogamen, auch wenn sie sich als metromorphe oder patromorphe Bastarde vom einen ihrer Eltern nur durch den Merkmalkomplex der Apogamie unterscheiden sollten, neue Arten. Sie sind vielleicht auch Arten, wenn man mit Johannsen zu einer Art alle homozygoten Individuen rechnet, welche aus demselben Anlagekomplex bestehen, oder wenn, wie Lotsy sich ausdrückt, „alle bei Aussaat sich, bei Anwendung der besten Beobachtungs- und Messungsmethoden, in einem Worte der Johannsenschen Methode, konstant erweisende Formen Arten sind". In allen diesen Definitionen ist die unbeschränkte Fruchtbarkeit als Kriterium der spezifischen Zusammengehörigkeit fallen gelassen worden. Dies ist wohl kein Zufall, sondern eine stillschweigende Berücksichtigung des Vorkommens zahlreicher Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Vermehrung. Gelegentlich ist das Merkmal der vegetativen Propagation auch in die Artdefinition aufgenommen worden. So schreibt Klebs (1905, S. 290): „Zu einer Spezies gehören alle Individuen, die vegetativ oder durch Selbstbefruchtung vermehrt, unter gleichen äußeren Bedingungen viele Generationen hindurch übereinstimmende Merkmale zeigen." „Die Zoologen sind", wie Lang (1914, S. 127) schreibt, in dieser Hinsicht „bis in die jüngste Zeit konservativer geblieben." Die viel gesetzmäßigere und wichtigere Rolle der Sexualität bei der Fortpflanzung der Tiere ist wohl der Grund, daß die Merkmale der Sexualität und der geschlechtlichen Fortpflanzung in den Definitionen des Artbegriffes der Zoologen immer noch eine Rolle spielen. Sie stellen allerdings nicht mehr so ausschließlich auf dieselbe ab, wie seinerzeit Oken, der (zitiert nach Plate) kurz und bündig sagte: „Was sich scharet und paaret, soll zu einer Art gerechnet werden." Unter den 5 Gesichtspunkten aber, die in Plates eigener Definition[1]) zum Ausdruck kommen und von denen drei morphologischer, die beiden letzten physiologischer Natur sind, postuliert immerhin der letzte ebenfalls „fruchtbare Nachkommenschaft durch viele Generationen".

[1]) Plate (1914) definiert, im Anschluß an Döderlein: „Zu einer Art gehören sämtliche Individuen, welche die in der Diagnose festgestellten Merkmale besitzen — wobei vorausgesetzt wird, daß die äußeren Verhältnisse (Klima, Nahrung usw.) sich nicht ändern —; ferner alle davon abweichenden Individuen, die mit ihnen durch häufig auftretende Zwischenformen innig verbunden sind, ferner alle, die mit den vorgenannten nachweislich in direktem genetischem Zusammenhang stehen oder sich durch Generationen fruchtbar mit ihnen paaren."

Die systematische Stellung der apomiktischen Pflanzen ist also, immer unter Annahme ihres hybriden Ursprunges, je nach der Formulierung des Artbegriffs verschieden. Wird in derselben Konstanz einer Pflanzen- oder Tierform bei sexueller Fortpflanzung verlangt, so wären alle Apomikten aus der Liste der Arten zu streichen. Sie werden Arten bleiben, wenn ganz allgemein die Konstanz der Nachkommenschaft — also auch einer vegetativ erzeugten — genügt. Ganz sicher aber steht der Nachweis aus, daß sie reine Arten und nicht heterozygotischen Ursprunges sind. Reine Arten sexuell reproduktionsfähiger Organismen sind nach Lotsy (1916 a, S. 109) zu definieren als „l'ensemble de tous les individus homozygotes de même constitution héréditaire". Während also für sexuell funktionsfähige Organismen die Artreinheit definierbar ist und durch Analyse der Nachkommenschaft auch teilweise erkennbar wird, ist für die Organismen mit ausschließlich apomiktischer Fortpflanzung weder das eine noch das andere der Fall. Nur die experimentelle Erzeugung ähnlicher apomiktischer Formen wird deren Ursprung zu erklären vermögen.

### 3. Apomiktische Bastarde als Zentren neuer Formenbildung?

Auf ungeschlechtlichem Wege entstehende Nachkommenschaft ist nach den bisherigen praktischen Erfahrungen und theoretischen Anschauungen konstant, jedenfalls konstanter als Nachkommenschaft durch geschlechtliche Fortpflanzung. Experimentelle Erzeugung apomiktischer Bastarde bedeutet daher zunächst Erzeugung neuer, konstanter Pflanzenformen. Noch ganz unentschieden ist zurzeit aber die Frage, ob die Konstanz der Apomikten auch in phylogenetischer Hinsicht als absolut zu gelten hat, ob sie gleichsam als unveränderliche, keine weitere Entwicklung erfahrende Kurztriebe im Stammbaume der Organismen auftreten oder ob auch weitere Formbildung von ihnen ausgehen kann. Bei Annahme hybriden Ursprunges wären sie nach zwei verschiedenen Richtungen hin als Ausgangspunkte neuer Formbildung denkbar: durch vegetative Spaltung und somatische Neukombination elterlicher Merkmale bei bestehenbleibender apomiktischer Fortpflanzung und durch Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung.

#### a) Formenbildung durch vegetative Spaltung und somatische Neukombination.

Auf die Beziehungen zwischen Polymorphismus und apomiktischer Fortpflanzung ist schon in verschiedenen Kapiteln dieser Ausführungen eingegangen worden. Es möge deshalb genügen, die Besprechung an dieser Stelle nochmals an Hand je eines Beispieles des Polymorphismus in einem Verwandtschaftskreis mit Apogamie und mit vegetativer Propagation durchzuführen.

Neben Strasburger haben vor allem die nordischen Botaniker eingehend die Frage erläutert, ob die Formenbildung der apogamen Angiospermen vor oder nach dem Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erfolgt sei. In seinen mehrfach zitierten wichtigen *Hieracium*-Studien ist Ostenfeld (1910, S. 275) zum Schlusse gekommen, daß nichts der Annahme im Wege stehe, „that new species can originate from apogamic parents". Er hält es für durchaus unwahrscheinlich, daß die jetzt bestehenden Arten der Gattung *Hieracium* vor dem Eintritt der Apogamie entstanden seien. Es ist von hohem Interesse, daß Ostenfeld, nach langjährigen experimentellen Vererbungsversuchen, in dieser Richtung durchaus einig geht mit den auf entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Studien fußenden Ansichten von Raunkiaer und Murbeck über die genetischen Beziehungen zwischen Artbildung und Apogamie innerhalb der Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*.

Aus dem Umstande, daß die von ihm untersuchten *Taraxacum*-Arten trotz ihrer Apogamie weit auseinanderreichende geographische Verbreitungsgebiete haben, hat Raunkiaer (1903, S. 136) geschlossen, daß die Fähigkeit zur Samenbildung ohne Befruchtung in der Gattung *Taraxacum* vor der Bildung der zahlreichen jetzigen Arten vorhanden gewesen sei und diese aus schon apogamen Stammformen, also ohne Befruchtung und Kreuzung, ihren Ursprung genommen hätten. Zu einem ganz ähnlichen Schluß kam Murbeck (1904, S. 296) für den Ursprung der hunderte von kleinen Arten der Gattung *Hieracium*, welche auf die skandinavische Halbinsel beschränkt sind und teilweise nur kleine Partien derselben bewohnen. Unter den übrigen Phanerogamen Skandinaviens seien Endemismen äußerst selten, da ja die ganze Flora der Halbinsel nach der Eiszeit eingewandert sei. Daher könne angenommen werden, „daß eine große Menge Hieracien in einer verhältnismäßig sehr späten Zeit daselbst entstanden sind und daß eine lebhafte Artbildung sozusagen vor unseren Augen stattfindet. Dagegen ist man geneigt, die Apogamie bei dieser Gattung als eine Erscheinung von verhältnismäßig hohem Alter zu betrachten, da sie innerhalb verschiedener Gruppen und auch bei der Untergattung *Pilosella* nachgewiesen ist. Ist diese Auffassung die richtige, so würde daraus folgen, daß eine Menge Hieracien aus Formen, die selbst apogam waren, entstanden sind"[1]).

[1]) Murbeck verschweigt nicht, daß er von der Richtigkeit seiner eigenen Folgerungen keineswegs recht überzeugt war, „da die wichtigste Prämisse, nämlich die Annahme des hohen Alters der Apogamie, wie wahrscheinlich sie auch sein mag, doch nicht auf hinlänglich sicherem Grunde ruht."

Zu einer Auffassung der Verhältnisse innerhalb der Gattung *Hieracium*, die unserer Bastardhypothese schon recht nahe kommt, ist neuerdings Ostenfeld

Zum andern sei nochmals daran erinnert, daß Reinke (vgl. S. 517) in wiederholter Besprechung der Formbildung bei *Caulerpa* zur Annahme gelangte, daß der ungewöhnliche Formenreichtum dieser Gattung erst nach dem Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung entstanden und wegen des Fehlens einer solchen überhaupt erst möglich geworden sei.

Unsere Auffassung geht, wie in den früheren Kapiteln ausgeführt worden ist, dahin, daß die apogamen *Alchemillen,* die *Taraxacum*-, *Hieracium*-Arten usw. hybriden Ursprunges sind. Vieles spricht auch dafür, daß in der Gattung *Caulerpa*, wie bei anderen zurzeit vielleicht „geschlechtslosen" Pflanzen, sexuelle Fortpflanzung vorhanden gewesen und wahrscheinlich bei einem Teil der Formen noch existiert, während andere sterile Bastarde sind und sich ausschließlich auf vegetativem Wege erhalten. Diese Auffassung führt zwanglos zu der an anderer Stelle (vgl. z. B. S. 257 u. 401) begründeten Ansicht, daß in solchen polymorphen Verwandtschaftskreisen der Formenreichtum zum größeren Teil direkt durch Bastardierung entstanden ist und einzelne dieser Formen durch Apomixis fixiert worden sind. Daneben soll nicht bestritten werden, daß von apomiktisch gewordenen Formen aus eine weitere Formenbildung nicht nur möglich erscheint, sondern sehr wahrscheinlich ist. Jede der durch Bastardierung entstandenen apomiktischen Formen kann sehr wohl zum Zentrum eines Formenkreises werden, dessen Glieder durch sprungweise Änderungen entstehen und, sofern sie ebenfalls apomiktisch sind, konstant bleiben. Solche Mutationen von Apomikten werden sicherlich ihre Ursache direkt oder indirekt in der vorausgegangenen Bastardierung haben. Sie sind als vegetative Spaltungen und somatische Neukombinationen elterlicher Merkmale aufzufassen, die durch äußere Einflüsse nicht verursacht, sondern nur ausgelöst werden. Ist diese Auffassung richtig, so müssen, ausgehend von einem auf vegetativem Wege vermehrten Individuum einer apomiktischen Pflanzenform durch verschiedenartige äußere Beeinflussung ebenfalls solche Formengruppen zu erzielen sein. Das Studium der Variabilität und Vererbung in Klonen von sorgfältig ausgewählten Individuen apomiktischer Pflanzen dürfte zu einem großen und aussichtsreichen Arbeitsfeld werden, sobald der hybride Ursprung der Apogamen selbst und damit die Möglichkeit der Entstehung neuer Formen im oben angedeuteten Sinne nachgewiesen sein wird.

gekommen. Er ist, wie er mir brieflich mitteilt, bei seinen Untersuchungen der letzten Jahre von der Hypothese ausgegangen, daß einzelne der von ihm zu Kreuzungen verwendeten Formen, so z. B. *Hieracium aurantiacum*, *H. excellens*, nicht reine Arten, sondern Bastarde seien. Doch ist es ihm, wie er schreibt, „noch nicht gelungen, hierfür den experimentellen Nachweis zu erbringen, da sich die Apogamie hindernd entgegenstellt."

b) Neue Formenbildung durch Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung?

Können apomiktische Pflanzen vielleicht auch durch Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung zu Ausgangspunkten neuer Formbildung werden? Im Sinne der bisher üblichen Auffassung liegt diese Frage nicht und dennoch geht sie, wenigstens teilweise, wie jene auf die Anschauungen zurück, die de Bary (1878) in seiner Studie „Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen" entwickelt hat. Das Auftreten völliger Apogamie, der Verlust der Ausbildung oder wenigstens der Funktionsfähigkeit hochentwickelter Organe wird als ein Herabsinken des Entwicklungsganges aufgefaßt und die Frage gestellt, ob diese morphologische Degradation von Bedeutung sei für das Bestehen und die Weiterbildung der Spezies resp. der Varietät. In Anbetracht des inneren Sinnes der geschlechtlichen Zeugung liegt es nach de Bary a priori nahe, „die apogamen Formen nicht nur für morphologisch gesunken, sondern auch für nach dem Grade der Apogamie physiologisch benachteiligt und in ihrer Existenz und Weiterbildung bedroht zu halten, soweit diese von der Reproduktion abhangen". Die Erscheinungen an den apogamen Farnen und an *Chara crinita* führten ihn zu der Vermutung, „diese Formen seien solche, welche in ein letztes Stadium ihrer Existenz, in den Beginn allmählichen Aussterbens getreten seien — vorausgesetzt, daß die Apogamie dauernd bleibt und nicht irgendwann wieder in Eugamie umschlägt, worüber Erfahrungen fehlen".

Die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen nimmt, im Gegensatz zu den bisherigen, in Weiterentwicklung der de Baryschen Anschauung entstandenen Ansichten vom allmählichen Eintritt des Geschlechtsverlustes und des Übergangs zur Apogamie, ihre plötzliche Entstehung als Fortpflanzungsform der ersten oder einer der ersten Generationen von Bastarden an. Dadurch werden Vergleichspunkte gegeben zur Beantwortung der von de Bary aufgeworfenen Frage: Bleibt die Apogamie dauernd oder kann eine Rückkehr zur Amphimixis erfolgen? Auch hier wird zunächst wieder die Vergleichung mit den Fortpflanzungserscheinungen der anderen Bastarde, vor allem der sterilen, einzusetzen haben.

Eine von den früheren Bastardforschern mehrfach vertretene Auffassung ging dahin, daß in der Nachkommenschaft von Hybriden die Fertilität von Generation zu Generation abnehme. So führt Gärtner (1849, S. 420) das Vorkommen von Bastarden an, „welche ihre in der ersten ursprünglichen Generation für sich selbst gezeigte Fruchtbarkeit auch in der zweiten und ferneren Generationen beibehalten, doch sehr häufig in geringerem Grade; sehr viele aber werden

unfruchtbar". Die Unstätigkeit der Fruchtbarkeit solcher Bastarde ist nach der Erfahrung Gärtners „in zweiter Generation bei vielen noch bedeutender als in der ersten, und ihre Zeugungskraft ist meistens noch mehr geschwächt: so daß selbst der stammelterliche Pollen auf die weiblichen Organe solcher Hybriden nur eine unvollkommene oder auch gar keine Wirkung äußert". Gärtner selbst hat aber in einigen Fällen auch die gegenteilige Beobachtung gemacht, „daß bei einigen fruchtbaren Bastarden die Fruchtbarkeit durch die künstliche Befruchtung mit dem eigenen Pollen in der zweiten, dritten und den weiteren Generationen wieder zugenommen hat", wobei, wie er hinzufügt, „die organische Beschaffenheit und die Potenz der männlichen Organe durch diese wiederholten Zeugungen nach und nach wieder vervollkommnet wird".

Total sterile Bastarde hat Gärtner im weiteren Verlaufe ihres vegetativen Lebens niemals fruchtbar werden sehen. Einige der von ihm eingehend beobachteten Bastarde dieser Art setzten wohl Früchte, aber keine guten Samen an. Eine von ihm erzeugte „*Lobelia syphilitico-cardinalis* behielt 17 Jahre ihre Sterilität unverändert, ebenso *Verbascum austriaco-nigrum* 10 Jahre, *Geum urbano-coccineum* 8 Jahre usw.". Daraus zog er den Schluß, „daß die sterilen Bastarde in allen Perioden ihres Wachstums und ihres vegetativen Lebens in demselben Zustande bleiben, ihre Vegetationskraft mag entweder durchs Alter, oder durch die Kunst beschränkt, oder durch Kultur vermehrt werden. Die Zeugungskräfte werden nur durch neue Zeugungen in einem neuen Gebilde vermehrt".

Die Erfahrungen der neueren Zeit sprechen nicht nur dafür, daß die Fruchtbarkeit vieler anfänglich partiell steriler Bastarde zunimmt, sondern daß auch scheinbar total sterile Bastarde in einzelnen Individuen gelegentlich zur Samenbildung übergehen. So erscheint es Focke (1881, S. 484) wahrscheinlich, „daß unter den Hybriden manchmal einzelne fruchtbare Individuen entstehen, welche sich bei Vererbung dieser Eigentümlichkeit unter günstigen, äußeren Verhältnissen leicht vermehren können". Auch de Vries schreibt (1903, II. S. 59): „Die Frage, ob es Bastardverbindungen gibt, welche absolut steril sind, dürfte schwierig, wenn jemals, zu beantworten sein. Die Möglichkeit, daß dieselbe Verbindung sich später unter anderen Umständen auch einmal fruchtbar zeigen wird, dürfte kaum auszuschließen sein."

Für eine nachträgliche Zunahme der Fertilität ursprünglich steriler, sich aber vegetativ erhaltender Bastarde sprechen von neueren Untersuchungen im besonderen diejenigen Wettsteins (1908) an *Sempervivum*-Bastarden. Eine

ganze Anzahl der von ihm selbst experimentell erzeugten Bastarde waren zunächst in hohem Maße steril. So betrug die Pollen-Sterilität bei

| | | |
|---|---|---|
| *Semperrivum* | *montanum* ♀ × *S. arachnoideum* | 97—100 % |
| „ | *arachnoideum* ♀ × *S. Wulfenii* | 99—100 % |
| „ | *Gaudini* ♀ × *S. arachnoideum* | 96—98 % |
| „ | *Wulfenii* ♀ × *S. montanum* | 90—97 % |

In der vegetativ gezogenen Nachkommenschaft dieser Hybriden erfolgte mitunter ganz plötzlich eine bedeutende Erhöhung der Fertilität. So wurden z. B. an Exemplaren von *S. montanum* × *arachnoideum* mit einer anfänglichen Pollen-Sterilität von 98 % nach drei Jahren fortgesetzter vegetativer Vermehrung nur noch 48—54 % steriler Pollen vorgefunden. Das bedeutet, daß auch spontan auftretende Hybriden dieser Gattung, auch wenn sie zunächst steril oder nahezu steril sind, vielleicht unter Mitwirkung von Änderungen der Lebensbedingungen, eine Steigerung der Fertilität erfahren können. Damit in Übereinstimmung ist der Umstand, daß nach Wettstein sich in der Natur wirklich neben sterilen Hybriden zuweilen auch Exemplare mit größerer Fertilität vorfinden[1]).

Durch diese experimentell erhaltenen Ergebnisse wurden die Widersprüche behoben, die vorhanden schienen zwischen dem Nachweis fast völliger Pollen-Sterilität experimentell erzeugter *Sempervivum*-Bastarde und der aus dem Studium der Morphologie sich aufdrängenden Überzeugung, daß in der Gattung *Sempervivum* aus Bastardierungen neue Arten hervorgegangen sein müßten. Bei seinen artkritischen Untersuchungen in der Gattung *Semperrivum* war nämlich Wettstein das nicht selten massenhafte Vorkommen von Formen aufgefallen, deren morphologischer Bau auf hybride Herkunft schließen ließ, ebenso die Existenz von Formen, welche bis anhin ganz allgemein als Arten angesehen worden waren, die in morphologischer Hinsicht aber den Eindruck von Hybriden hervorriefen. Die Vermutung drängte sich ihm auf, „daß in dieser Gattung Hybride sexuell fortpflanzungsfähig sind und bei Ausbleiben von Spaltungen zum Ausgangspunkt neuer Typen werden können". Das alles schien ihm dafür zu sprechen, daß auch schon eine nur flüchtige Beschäftigung mit dieser Gattung zur Überzeugung führen müsse, „daß neben geo-

[1]) Für diese ist nach Wettstein allerdings nicht durchaus einwandfrei zu entscheiden, ob sie von Anfang an eine so hohe Fertilität besaßen, oder ob diese erst im Laufe der Zeit erworben wurde. Für letzteres würden die eben angeführten Ergebnisse experimenteller Untersuchungen, für die erstere Möglichkeit aber der Umstand sprechen, daß es nach Wettstein auch einige *Sempervivum*-Hybriden gibt, die von der $F_1$-Generation an konstant ziemlich fertil sind. So fand er im Pollen von *S. montanum* × *alpinum* nur 20—50 % sterile Körner, was um so bemerkenswerter erscheint, „als die beiden Arten durchaus nicht nahe verwandt sind."

graphischer Gliederung und Mutation auch Bastardierung eine große Rolle bei der Entstehung der Arten dieser polymorphen Gattung spielt".

Nicht nur allmähliche Stärkung der sexuellen Fortpflanzung von Bastarden ist möglich. Auch plötzlicher Übergang zu voller Fertilität ist durch neuere Forschungen dargetan worden. Belling (1914) hat die Vererbung der Semi-Sterilität in den Nachkommen von Artbastarden (*Stizolobium deeringianum Bort.* als Mutterpflanze × *St. niveum (Roxburgh) Kuntze* und *St. hassjoo Piper and Tracy* als Pollenpflanzen) untersucht. Der Pollen gesunder Blüten der Elternpflanzen war fast zu 100 % aus entwicklungsfähigen Körnern zusammengesetzt. Ebenso enthielten deren Samenanlagen fast ohne Ausnahme vollständig und normal entwickelte Embryosäcke. Von den Pollenkörnern der Bastarde ($F_1$) waren ungefähr die Hälfte normal und entwicklungsfähig, ebenso waren in den untersuchten Samenanlagen ungefähr zur Hälfte befruchtungsfähige, zur Hälfte degenerierte Embryosäcke vorhanden. In der zweiten Filialgeneration waren nur noch bei der Hälfte der Pflanzen Pollen und Samenanlagen zu ungefähr 50 % abortiert. Die andere Hälfte der Individuen wies normale Pollenkörner und gut entwickelte Samenanlagen auf. In der dritten und allen weiteren der nachfolgenden Generationen ergaben die Nachkommen der fertilen ($F_2$)-Pflanzen ausschließlich Pflanzen mit gesundem Pollen und entwicklungsfähigen Samenanlagen, während die Nachkommenschaft halbsteriler ($F_2$)-Pflanzen immer wieder zur Hälfte normal fertil war und die andere Hälfte semisteril blieb. Diese Befunde sprechen also dafür, daß auch die spätere Nachkommenschaft eines natürlich entstandenen, halbsterilen Bastardes, in diesem Falle Selbstbestäubung vorausgesetzt, schließlich völlig fertil werden kann.

Ein Übergang von Halbsterilität zur vollen Fertilität, von völliger Sterilität zu teilweiser Fertilität hat eine Rückkehr zum normalen Verlauf der Reduktionsteilung, in der männlichen und weiblichen Sphäre zugleich, in der ersteren oder letzteren allein, zur Voraussetzung. Der erstere Fall macht Fertilität bei legitimer als auch bei illegitimer Bestäubung möglich. Der letztere gestattet zunächst ausschließlich weitere Bastardierungen sowie Rückkreuzungen mit den früheren Eltern.

In ähnlicher Weise wie bei Bastard-Sterilität könnte nun auch bei Bastard-Apogamie eine allmähliche oder plötzliche Rückkehr zur geschlechtlichen Fortpflanzung erfolgen. Der Entstehung befruchtungsbedürftiger und befruchtungsfähiger Sexualzellen müßte wieder eine mehr oder weniger ungestörte Durchführung der Tetradenteilung von Pollen- und Embryosackmutterzellen vorausgehen. Für deren Verlauf und damit für die Konstitution der Gametenkerne sind verschiedene Möglichkeiten denkbar.

Die Entstehung von Sporen und Geschlechtszellen, welche halb so viel Chromosomen führen, als den Kernen beider Generationen der apogamen Pflanze zukommt, die also im Verhältnis zu dieser gewissermaßen wieder haploid sind, hätte die Durchführung von Reduktionsteilungen, wenigstens in numerischer Hinsicht, in den Pollen- und Embryosackmutterzellen zur Voraussetzung. In ihrem Verlaufe könnten sich die von den beiden ursprünglichen Eltern des apogamen Bastardes herstammenden Chromosomensätze, sofern sich dieselben während Generationen wirklich getrennt gehalten haben, wieder mehr oder weniger reinlich voneinander trennen. Damit wäre die Bildung von Sporen und zugleich von Gameten eingeleitet, aus deren Verbindung Zygoten und Nachkommen hervorgehen, die sehr wahrscheinlich eine Aufspaltung der apogamen Bastarde in die ursprünglichen Elternarten oder denselben nahekommende Formen zeigen würden. Entstehung haploider, aber aus Chromosomen der beiden Eltern gemischter Sätze würde zur Bildung fertiler Neukombinationen führen können. Bei solchen Apogamen schließlich, die hypothetisch metro- oder patromorphe Bastarde sind, in deren Ontogenie das Dominieren des einen elterlichen Chromosomensatzes, Latenz des zweiten anzunehmen ist, könnte von den beiden Chromosomensätzen der dominante erhalten bleiben, der andere zur Ausscheidung und Degeneration kommen. In diesem Falle würde also nach Generationen gewissermaßen derjenige Prozeß eintreten, der an zoologischen Objekten in unmittelbarem Anschluß an die Entwicklungserregung durch heterogene Befruchtung während der ersten Teilungsschritte des entstehenden Keimes festgestellt worden ist. Durch solche Entmischung der Erbsubstanz würden ausschließlich fertile Nachkommen nach dem Typus der einen ursprünglichen Elternart oder dieser doch nahestehende Formen erzeugt werden.

Ferner ist Durchführung der Reduktion unter Verteilung der den beiden verschiedenen elterlichen Chromosomensätzen entstammenden Einzelchromosomen auf alle vier Tetradenkerne denkbar. Es käme zur Bildung von weitgehend haplomiktischen Gameten, aus deren Verbindung im Vorgange der Befruchtung eine große Anzahl verschiedener Formen, gleitende Reihen zwischen den ursprünglichen Elternarten entstehen könnten.

Als zweiter Hauptfall der Rückkehr von Apogamen zur Amphimixis wäre die Möglichkeit zu betrachten, daß mutierte, befruchtungsfähige aber diploid gebliebene Gameten entstehen. Ihre Vereinigung würde zunächst zur Bildung tetraploider Sporophyten führen, wobei wiederum verschiedene Spaltungen eintreten und konstante fertile Neukombinationen erzeugt werden könnten.

Die eben vertretene Annahme einer Rückkehr von apogamen Bastarden zur Amphimixis hängt nicht völlig in der Luft. Bereits ist, wenigstens in einem Falle induzierter Apogamie eines Bastardes, eine der oben besprochenen Möglichkeiten festgestellt worden.

C. Pellew und F. M. Durham (1916, S. 167) geben an, aus der Nachkommenschaft der tetraploiden apogamen *Primula Kewensis* ein Exemplar einer fertilen diploiden Form isoliert zu haben „and on breeding from this individual we raised families in which segregation is habitual and probably runs a normal course". In seinem Habitus glich dieses abweichende Exemplar dem ursprünglichen, in Kew zuerst erhaltenen sterilen Bastard *Primula Kewensis* (vgl. S. 332). An diesen erinnerte es auch einigermaßen mit seiner anfänglich sehr beschränkten Fertilität. Es produzierte in seinen Antheren nur geringe Mengen Pollen, von dem sich überdies bei mikroskopischer Untersuchung nur ungefähr 40% gut erwies. Weiblich benutzt war diese Pflanze mit eigenem wie mit fremdem Pollen stark steril. Übertragung ihres Pollens auf die Narben von *Primula floribunda* hatte dagegen guten Fruchtansatz zur Folge. Als Resultate der Selbstbestäubung wurden im Verlaufe von drei Jahren insgesamt fünf Pflanzen erhalten, von denen nachträglich zwei zugrunde gingen. Die drei herangewachsenen Pflanzen waren in ihrem Habitus unter sich wie auch von der gemeinschaftlichen Elternpflanze verschieden, stimmten dagegen in vielen Merkmalen mit den Kreuzungsprodukten ihrer Mutterpflanze mit *Pr. floribunda* überein. Von einer der drei Pflanzen, die erst 1914 entstanden war, liegen noch keine Angaben über den Fertilitätsgrad vor. Die beiden anderen Exemplare dagegen erwiesen sich als vollkommen fertil. Mit der Stammpflanze übereinstimmende Nachkommen wurden auch in dieser Generation ($F_2$) nicht erhalten. Sie bestand aus einer großen Anzahl stark variierender Pflanzen, deren Merkmale wiederum mit denjenigen der schon erwähnten Bastarde mit *Pr. floribunda* als Mutter übereinstimmten. „Those characters which exhibit a wide range of variation, such as size, leaf shape, degree of hairiness, and sterility, evidently depend on a large number of factors which makes them extremely difficult to analyse". Im Grunde waren die in $F_2$ erhaltenen Formen wohl verschiedene Kombinationen der Merkmale der ursprünglichen Eltern der tetraploiden und diploiden *Primula Kewensis*, also von *Pr. floribunda* und *Pr. verticillata*.

Die Untersuchungen von C. Pellew und F. M. Durham sind, wie schon an anderer Stelle (vgl. S. 399) ausgeführt worden ist, von einer Fragestellung ausgegangen, die von unserer Arbeitshypothese durchaus unabhängig ist und von ihr eigentlich weit abliegt. Um so wichtiger

ist, daß sie trotzdem in mehrfacher Hinsicht zu Resultaten geführt haben, die für die Richtigkeit der Bastardhypothese sprechen: *Primula Kewensis* ist sehr wahrscheinlich der erste experimentell erzeugte tetraploide Bastard. Der Nachweis seiner von Bestäubung abhängigen Apogamie bildet einen experimentellen Beleg für unsere Auffassung der Pseudogamie als induziert apogamer Entwicklung. Auch die beobachtete Entstehung einer neuen diploiden, zunächst hochgradig sterilen, aber schon in der zweiten durch Selbstbestäubung gezogenen Generation fertilen Form paßt mit all den beschriebenen Eigentümlichkeiten gut in den Rahmen theoretischer Erörterungen, die auf der Annahme eines latenten Heterozygotismus der Kerne apogamer Pflanzen fußen.

Experimentelle Untersuchungen über die Konstanz von autonom apogamen Pflanzen und die Möglichkeit von Spaltungen in ihrer Nachkommenschaft stehen noch aus. Vielleicht sind in der Natur schon Resultate solcher Spaltungen beobachtet worden. Es sei erinnert an das gelegentliche Vorkommen männlicher Individuen der apogamen *Antennaria alpina*, dem vielleicht auch dasjenige von in beschränktem Maße befruchtungsfähigen weiblichen Pflanzen entsprechen könnte. In diesem Zusammenhange dürfen auch die nur partiell apogamen Pflanzen *Marsilia Drummondii, Thalictrum purpurascens*, die *Hieracium*-Arten nochmals erwähnt werden. Bei ihrer Besprechung (vgl. z. B. S. 258) ist die Ansicht vertreten worden, daß nicht nur absolute, sondern auch partielle Apogamie sehr wohl das Resultat von Artkreuzung sein könnte. Versuchserien wie die S. 233 für *Marsilia Drummondii*, S. 257 für die *Hieracium*-Arten programmatisch skizzierten und die Analyse der Nachkommenschaft solcher partiell apogamer Pflanzen würden zeigen, ob jene Annahme begründet ist oder ob diesen Formen eine andere Entstehung zukommt. Damit ist aber nicht etwa die von früheren Autoren vertretene Ansicht gemeint, daß diese Pflanzen in allmählichem Übergang von Sexualität zu Apogamie begriffen seien — sondern, so paradox es zunächst klingen mag, die diametral gegenüberstehende Ansicht, daß sie wieder auf dem Wege seien, fertile Formen zu erzeugen. Auch hier steht der experimentellen Forschung ein wichtiges und — so oder so — sichere Ausbeute versprechendes Feld der Betätigung offen.

### 4. Bedeutung des Nachweises von Bastardierung als Ursache der Apogamie für die Deszendenzlehre.

Die vorstehenden Diskussionen über die Beziehungen zwischen Bastardierung, Apomixis und Artbildung, denen sich leicht zahlreiche andere anreihen ließen, weisen darauf hin, daß die Lösung unserer Aufgabe, der experimentellen Erzeugung apomiktischer Pflanzen, die Basis für eine ganze Anzahl weiterer Fragestellungen

schaffen wird. Der Bastardforschung werden neue Wege geöffnet und ein neues Ziel gesteckt.

In der Wahl der Untersuchungsobjekte, Individuen distinkter Linnéscher Arten, schließt sich die neue Forschungsrichtung an die ältere Bastardforschung an. Gegenstand ihrer Untersuchung sind wieder die in der Natur vorkommenden Artbastarde, ihre Fortpflanzungserscheinungen und die Analyse ihrer Nachkommenschaft. In der experimentellen Erzeugung von Artbastarden geht sie wie jede moderne Bastardforschung auf die grundlegenden, inhaltsreichen und nach vielen Richtungen noch lange nicht genügend bekannten Untersuchungen von Kölreuter (1761—66), Gärtner (1849), Naudin (1863) u. a. zurück, sieht aber nicht in der Erzeugung der Bastarde selbst, sondern in der Untersuchung ihrer Fortpflanzungsverhältnisse und Nachkommenschaft das eigentliche Arbeitsfeld. Als Zweig moderner experimenteller Forschung bedient sie sich vor allem genauer Methoden. Sie geht von rein gezüchtetem oder doch hinsichtlich der Fortpflanzungserscheinungen genau untersuchtem Material aus, reinen Linien, Klonen und Individualkulturen heterozygotischer Organismen. Mit den Methoden der exakten Vererbungslehre werden diejenigen verschiedener Gebiete der experimentellen Morphologie (Methoden der künstlichen Entwicklungserregung: Parthenogenesis, heterogene Befruchtung usw.) zu kombinieren sein. Schließt sich die neue Forschungsrichtung in der Wahl der Untersuchungsobjekte an die ältere Bastardforschung, in der Methodik den bisherigen Gebieten der Befruchtungs- und Vererbungslehre an, so hat sie ihre besonderen Ziele. Das Hauptziel ist deszendenztheoretischer Natur.

Die moderne experimentelle Vererbungslehre hat sich, im Gegensatz zur früheren Bastardforschung, welche mit Linnéschen Arten operierte, in der Hauptsache mit Kreuzungen innerhalb einer und derselben Art, also mit Varietäten und nahe verwandten Formen beschäftigt, die sich in der Regel nur durch ein, zwei oder doch verhältnismäßig wenige konstante Merkmale voneinander unterscheiden und deren Bastarde in ihrer weiteren Deszendenz eine genaue Analyse des Vererbungsprozesses möglich machen. Der Mendelismus kreuzt, vereinigt Merkmale verschiedener Formen, sucht die Gesetzmäßigkeit in der Vereinigung von Eigenschaften und Merkmalen bei der Bastardbildung, ihrer Trennung in deren Deszendenz. Er zeigt die Konstanz gewisser Merkmalkombinationen, die Tendenz zur Entmischung anderer nach erfolgter Kreuzung. Seine Ergänzung hat er erhalten in Johannsens Lehre von den reinen Linien, die durch Messung und Beschreibung den Grad der Konstanz der einzelnen erblichen Formen feststellt.

Mendelismus und Lehre von den reinen Linien haben uns dem Rätsel der Artbildung zunächst nicht nähergebracht, sich anfänglich vielmehr und zum Teil völlig bewußt von der Frage nach der Entstehung der Arten entfernt und die Bedeutung der eigenen Resultate für die Deszendenztheorie sehr gering eingeschätzt[1]). Erst in neuerer Zeit beginnt hierin eine Wandlung einzutreten. Experimentelle Untersuchungen über Artkreuzung, wie z. B. diejenigen von Rosen (1911), Baur (1911), Lotsy (1912), Wichler (1913), Lehmann (1914) u. a. haben gezeigt, daß „Mendelvererbung" nicht nur bei Varietäten, sondern sehr häufig auch bei der Kreuzung „guter" Arten zu beobachten ist. Verschiedene Bastard- und Vererbungsforscher sind der Ansicht, daß im Verhalten der Nachkommenschaft aus zahlreichen Artkreuzungen nichts anderes vorliegt als nach verschiedenen Richtungen hin komplizierte Fälle von Mendelschem Polyhybridismus. Für andere Fälle freilich, die aber vorläufig in Hinsicht auf die Gesamtzahl der Kreuzungen und der entstehenden Bastarde und Bastardnachkommen als Ausnahmen erscheinen, wird Konstanz hybridogen entstandener Formen angegeben.

Bei der Kreuzung von Varietäten mit einer geringen Anzahl unterscheidender Merkmale treten neben Aufspaltung in der Nachkommenschaft auch konstant bleibende Formen mit Neukombinationen einzelner Charaktere und Merkmale, also neue Varietäten auf. Vom Standpunkte des Mendelismus aus sind daher solche Neukombinationen bei der Kreuzung von Arten ebenfalls zu erwarten. Je zahlreicher die mendelnden Merkmalspaare der zur Kreuzung verwendeten Varietäten und Arten sind, um so größer wird auch die Anzahl der reinzüchtenden Neukombinationen, um so größer auch die Abweichung einzelner derselben vom Gesamthabitus der beiden Eltern sein. Aus Kreuzung von Varietäten oder Rassen werden „neue Varietäten und Rassen", aus Kreuzung von Arten „neue Arten" hervorgehen.

Nach der Ansicht der meisten Vererbungsforscher wird durch diese Neukombinationen nichts eigentlich Neues geschaffen; die Merkmale der Eltern treten nur in neuen Gruppierungen auf. Immerhin mehren sich die Stimmen, welche auch das Auftreten

[1]) Nach Johannsen (1913, S. 688; 1915, S. 659) liegen die „Spekulationen über die Stammesgeschichte, mit anderen Worten die „Deszendenz"theorien und -hypothesen außerhalb des Bereiches der Vererbungsforschung. Aber die genannten Spekulationen stützen sich — wenigstens angeblich — auf die Resultate der Vererbungsforschung sowie auf Paläontologie, vergleichende Anatomie usw". Die in der Vererbungslehre bekannt gewordenen diskontinuierlichen „Typenänderungen" infolge Mutation und genotypischer Neukombination nach Kreuzung mögen nach Johannsen „ein gewisses prinzipielles Interesse für die Deszendenzlehre haben. Jedoch sind alle diese Änderungen so klein, daß sie kaum ein direktes Interesse für das Verständnis der größeren Züge einer Evolution beanspruchen können."

neuer Eigenschaften oder wenigstens solcher, die an den Eltern nicht zum Ausdruck kamen, als Folge von Kreuzung zugeben. So ist Rosen (1911, S. 415) bei der Durchführung seiner Kreuzungsversuche mit Kleinarten von *Erophila* zu der Überzeugung gekommen, daß es außer den Mendelschen Spaltungsgesetzen noch andere Gesetze der Formbestimmung geben müsse. Wichtiger als der Nachweis, daß der Gültigkeitsbereich der Spaltungsgesetze in einzelnen Fällen zu weit gezogen worden ist, erscheint ihm das Postulat, „daß neben der Vererbung die Formneubildung eine Funktion der Fortpflanzung sein müsse, daß die Sexualität in jeder ihrer Formen ein bevorzugtes Mittel zur Schaffung neuer Fähigkeiten darstelle". Auch R. Hertwig (1914, S. 51) schreibt: „Eine nicht geringe Wahrscheinlichkeit spricht jedoch dafür, daß die Neukombination der Erbeinheiten schließlich auch eine Abänderung derselben herbeiführt und damit auch in der Tat neue Anlagen schafft. Daraus würde es sich erklären, daß fortgesetzte Kreuzung die Variabilität und Anpassungsfähigkeit der Organismen steigert".

Die Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen soll zu einer Forschungsrichtung anregen, von der zu erwarten ist, daß sie über die Entstehung eines Teiles der natürlichen Pflanzenformen, der apomiktischen Pflanzen, Aufschluß geben wird. Indem sie die experimentelle Erzeugung apogamer Bastarde anstrebt, bildet sie ein Gegenstück zu einer anderen Richtung der Bastardforschung, welche darzutun sucht, daß durch spontane und künstliche Kreuzung von Individuen verschiedener Linnéscher Arten neue erbliche und fertile Formen entstehen können und die in der Kreuzung eine wichtige, wenn nicht gar die einzige Ursache der Entstehung neuer erblicher Formen sieht.

Seit Linné den experimentell erzeugten Artbastard *Tragopogon pratensis* ♀ × *T. porrifolius* ♂ beschrieben hat, ist der Gedanke der Entstehung neuer Pflanzenformen durch Bastardierung zu verschiedenen Malen geäußert worden[1]). Am eingehendsten hat Kerner sich mit der Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung der Arten beschäftigt. Schon 1871 hat er nach einer Sichtung der damals vorliegenden Beobachtungen über die Fortpflanzung der Artbastarde und ihrer Vergleichung mit der Fortpflanzung der „reinen Arten", sowie nach einer kritischen Besprechung des Vorkommens und der Verbreitungsmöglichkeit der Bastarde die Frage aufgeworfen: „Können aus Bastarden Arten entstehen?" Er beantwortete sie selbst dahin, „daß unzählige in der freien Natur gebildete und sich fort und fort

[1]) Vgl. in H. de Vries, Mutationstheorie, 1903, II. S. 496 u. f. den Abschnitt: „Konstante wildwachsende Bastardrassen" und in Gruppenweise Artbildung, 1913 „Entstehung von Arten durch Kreuzungen" S. 6.

bildende Bastarde wieder zugrunde gehen, ohne die Ausgangspunkte neuer Arten zu werden, unterliegt keinem Zweifel; daß aber unter dem Zusammentreffen günstiger Bedingungen aus Bastarden Arten werden können, kann vom gegenwärtigen Standpunkte unserer Kenntnisse ebensowenig mehr in Abrede gestellt werden". Als Bedingungen dafür, daß aus einem Bastard eine neue Art wird, nennt er später (1891, II. S. 574):

1. daß derselbe fruchtbar ist, d. h. daß seine Blüten, mit eigenem Pollen belegt[1]), keimfähige Samen liefern;

2. daß gleichzeitig mehrere Stöcke des Bastardes in Erscheinung treten, und daß von diesen wenigstens einer Pollenblüten und einer Stempelblüten trage, und

3. daß der Bastard, vermöge seiner Merkmale, dem Standorte seiner Stammarten ebensogut oder noch besser angepaßt sei als die dort schon ansässigen Pflanzen, oder daß die Ansiedelungsstelle des Bastardes von jener der Stammarten mehr oder weniger abgelegen ist und an derselben Verhältnisse des Bodens und des Klimas maßgebend sind, welche dem Bastarde besser als den Stammarten zusagen.

Er weist an Beispielen nach, daß alle diese Bedingungen für die Entstehung von Arten aus Bastarden bisweilen erfüllt sind und macht auf die große Zahl der wildwachsenden Pflanzenbastarde[2]) aufmerksam. Nach der Prüfung der Frage, ob neben der Entstehung neuer Arten aus Bastarden auch noch andere Wege zu demselben Ziele führen, kommt er zum Schlusse: „Über alle Zweifel erhaben ist und bleibt, daß die durch die Einflüsse des Bodens und Klimas unmittelbar veranlaßten Veränderungen der Gestalt nicht erblich werden, und daß alle Veränderungen der Gestalt, welche sich in der Nachkommenschaft erhalten, nur im Gefolge eines Befruchtungsvorganges zustande kommen, d. h. mit anderen Worten, daß neue Arten nur auf dem Wege der Befruchtung entstehen können."

Kerners Beobachtungen und Ansichten sind unverdient lange ohne die gebührende Würdigung geblieben. Die experimentelle Forschung hat erst in den allerletzten Jahren Ergebnisse gezeitigt, welche wieder Anlaß zu ähnlichen Überlegungen gegeben haben.

[1]) Unter „eigenem Pollen" ist, wie Kerner ausdrücklich bemerkt, nicht nur derjenige gemeint, welcher sich in derselben Blüte oder an demselben Stocke, wo sich die zu belegende Narbe befindet, ausgebildet hat. Er kann auch von den Blüten eines anderen Stockes herstammen, nur muß dieser Stock „der gleichen Bastardbildung", d. h. also demselben Genotypus angehören.

[2]) Kerner schätzte (1891, II. S. 570) die Zahl der im Zeitraume der letzten 40 Jahre ermittelten, wildwachsenden Pflanzenbastarde der europäischen Floren auf 1000. Er hält diese Zahl für eher zu niedrig als zu hoch, weil hiervon auf die Kryptogamen nur ein geringer Teil entfalle, da die Botaniker erst seit kurzem auf Kryptogamen-Bastarde aufmerksam geworden seien.

Kerners Anschauungen über die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung der Arten sind insbesondere von Lotsy wieder aufgenommen und in verschiedenen Publikationen (1912—1916), zuletzt in einer größeren Skizze „Evolution by means of hybridization" mit viel Geist und Scharfsinn ausgebaut worden.

Experimentelle Grundlage dieser Hypothese sind bis jetzt vor allem Lotsys eigene Ergebnisse von Kreuzungsversuchen oder vielmehr seiner Untersuchung der Nachkommenschaft von *Antirrhinum*-Hybriden.

Aus der Kreuzung zwischen *Antirrhinum glutinosum Boiss (syn. A. molle)* und *A. majus L.* (vgl. Fig. 81 u. 82) hatte Baur (1911, S. 208; 1914, S. 218) einen intermediären, fertilen Bastard gezogen, der in $F_2$ in eine Unzahl von Formen aufspaltete. Unter diesen fand er Formen, welche so weit von den beiden Eltern abwichen, daß sie nicht mehr der Gattung *Antirrhinum*, sondern der Gattung *Rhinanthus* anzugehören schienen. Ausgehend von Samen dieser $F_1$- und $F_2$-Generationen, setzte Lotsy die von Baur angefangenen Versuche mit Kulturen in großem Umfange fort. Auch ihm ergab die $F_2$-Generation einen fast unübersehbaren Formenreichtum. Bei Beobachtung sämtlicher Merkmale der beiden Eltern waren kaum zwei gleiche Pflanzen in einer über 1200 Exemplare zählenden $F_2$-Linie festzustellen. Die einzelnen Individuen unterschieden sich voneinander in Merkmalen verschiedenster Art, nämlich in solchen der Färbung, der Blütenform und Blütengröße, der Wuchsform, Blattform, in der Behaarung, im Grade physiologischer Eigenschaften wie Selbstfertilität, Brüchigkeit der Stengel, Widerstandsfähigkeit gegen Frost und Kälte usw. In dieser Nachkommenschaft fehlte es wieder nicht an Formen, die in der Gestalt der Blüten über die Grenze der Gattung *Antirrhinum* hinausgingen. Die auffälligsten blieben die schon von Baur erhaltenen *Rhinanthus*-ähnlichen Individuen. Diese wurden im Verlaufe einiger weiterer Generationen durch Selbstbestäubung und Elimination isoliert und schließlich als Formen einer „neuen Linnéschen Art", *Antirrhinum rhinanthoides,* beschrieben. Aus der Entstehungsgeschichte seiner neuen Art (vgl. 1916b, S. 9) zieht Lotsy den Schluß, „que des espèces linnéennes nouvelles sont les restes d'une quantité de plantes aux caractères infiniment plus variés, au point même de former souvent une masse confuse, qui résulte du croisement de deux espèces linnéennes préexistantes." Aus dem Chaos der durch Kreuzung geschaffenen neuen Formen werden also nach Lotsy neue Arten durch den Tod der Mehrzahl der entstandenen Formen isoliert. Darwin hatte also, wie er ausführt, Recht, wenn er darauf hinwies, daß Selektion eine große Rolle bei der Bildung der neuen Linnéschen Arten spiele, ebenso de Vries mit seiner Behauptung, daß

die Selektion nicht direkt, sondern indirekt, durch die Ausmerzung des am wenigsten Geeigneten wirke. Die Ursache der Entstehung neuer Arten aber ist weder die eine noch die andere Form erblicher Variabilität, „la cause est le croisement, ainsi que le prouve ce premier ‚état civil' d'une nouvelle espèce linnéenne".

Im Sinne Lotsys lassen sich vielleicht auch die Resultate deuten, welche Baur und Wichler bei der Kreuzung *Dianthus deltoides* × *armeria*, Rosen bei Bastardierung von Kleinarten von *Erophila verna* und Lehmann bei Kreuzungen innerhalb der *Veronica*-Gruppe *agrestis* erhalten haben. Immer entstand in der zweiten Generation eine große Mannigfaltigkeit an Typen, von denen einzelne gleich von der $F_2$-Generation an *(Erophila)*, die meisten von der dritten oder vierten Generation an ganz oder doch in den meisten Merkmalen konstant blieben und wohlgeschiedene fertile Kleinarten darstellten. „Es besteht nun", schreibt Lehmann (1914, S. 168), „gar keine Frage mehr, daß auf dem Wege der Kreuzung neue Kleinarten entstehen können. Die Formenmannigfaltigkeit kann also jedenfalls, wenngleich in etwas anderer Weise als Kerner es annahm — inwiefern in anderer Weise setzt schon Lotsy auseinander — auf Bastardierung zurückgeführt werden. Wir haben hier einen Weg, die Variabilität zu erklären, die Darwin als gegeben für seine Selektionslehre anzunehmen gezwungen war. Die Sichtung braucht ja unter den Varianten das Geeignete nur auszulesen, das Ungeeignete zu vernichten und neue Arten sind umgrenzt."

Sind diese Nachkommen von Artbastarden nun wirklich konstant, sind sie auch wirklich sexuell und fertil? Ist die Kreuzung ein Weg, ist sie der einzige Weg, das Zustandekommen der Formenmannigfaltigkeit der Arten und den Vorgang der Evolution zu erklären? Hierüber gehen die Meinungen zurzeit noch weit auseinander und eine unendliche Zahl von Untersuchungen wird zur Klärung der Widersprüche und entgegenstehenden Anschauungen notwendig sein. Wie mir scheint, dürfte dabei die hier entwickelte Arbeitshypothese Fragestellung und Methodik der künftigen Untersuchungen vereinfachen helfen.

Einem durchaus einwandfreien Nachweis der Entstehung neuer konstanter, fertiler Arten in der Nachkommenschaft von Artbastarden stehen auf dem bisher eingeschlagenen Wege große Schwierigkeiten entgegen. Die Gewißheit völliger Konstanz wird nur bei Heranzucht sehr großer Individuenzahlen während einer größeren Anzahl von Generationen — wenn überhaupt — zu erlangen sein. Die Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der apomiktischen Pflanzen stellt dagegen der Bastardforschung ein Ziel, das vielleicht zwar nicht rascher zu erreichen, gewiß aber viel sicherer festzustellen sein wird. Entstehung völlig oder fast völlig konstanter

fertiler Formen kann in der zweiten bis vierten Bastardgeneration erwartet werden. Die Erzeugung von ovoapogamen und der durch andere Formen der Apomixis sich erhaltenden sterilen Bastarde ist bei einer, den früheren Ausführungen entsprechenden Wahl der Versuchsobjekte, wenn nicht schon in der ersten, so doch in der zweiten oder dritten Generation zu erwarten. Ihre Feststellung geschieht durch Kombination experimenteller und zytologischer Untersuchungen. Liegt autonome Apogamie vor, so führt die experimentelle Untersuchung für sich allein schon zum Ziel; cytologische Untersuchung ist unerläßlich, wenn induzierte Apogamie nachzuweisen ist.

Mit der experimentellen Erzeugung eines sich apogam oder sonstwie apomiktisch fortpflanzenden Bastardes wird der hybride Ursprung der zahlreichen apomiktischen Formen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches, also eines beträchtlichen Anteils der jetzigen Pflanzenwelt, außerordentlich wahrscheinlich. Das eingehende Studium von solchen experimentell erzeugten apomiktischen Bastarden wird sodann gewichtige Anhaltspunkte bieten für eine Klärung der gegenwärtig strittigen und auf direktem Wege schwer zu lösenden Frage über das Verhältnis von Mutation und Kreuzung. Führen die von der Arbeitshypothese vom hybriden Ursprung der apogamen Pflanzen ausgehenden künftigen Untersuchungen zu diesen Zielen, so werden sie mithelfen eine solide und aussichtsreiche Grundlage zu schaffen für die Lösung der allgemeinsten und umfassendsten biologischen Probleme, derjenigen von den Ursachen der fortschreitenden Entwicklung der Organismen und der Entstehung der Arten.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY

# Literaturverzeichnis und Autorenregister.

In dieses Verzeichnis sind nur diejenigen Publikationen aufgenommen worden, auf welche im Text verwiesen ist. Die *kursiv* gedruckten Seitenzahlen am Ende der einzelnen Literaturangabe bedeuten die Seiten dieses Buches, auf welchen die betreffende Publikation zitiert oder besprochen wird.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren im Original nicht zugänglich und sind nach Referaten und anderen Literaturstellen angeführt worden.


Allen, R. F. (1914), Studies in spermatogenesis and apogamy in Ferns. Transactions of the Wisconsin Acad. of Sc. Madison. Vol. **17**, S. 1—56, 6 Taf. 1914. *S. 214, 218.*

Andrews, F. M. (1911), Conjugation of two different species of Spirogyra. Bull. Torrey bot. Club. Vol. **38**, S. 299, 1911. *S. 171—72.*

— (1912), Conjugation in Spirogyra. Proc. Indiana Ac. Sc. S. 89—91, 4 Fig., 1912 (1913). *S. 171—72.*

Angremond, A. d' (1914), Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora. Bd. **107**, S. 57—110, 8 Taf., 14 Textfig., 1915. *S. 411—425.*

Ascherson, P. und Graebner, P. (1905—1907), Synapsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. **3**, 1905—1907. *S. 360.*

Baehr, W. B. v. (1907), Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii. Zoolog. Jahrb., Abteilg. f. Anatomie u. Ontogenie d. Tiere. Bd. **24**, S. 175—192, 1 Taf., 1907. *S. 148, 591.*

— (1909), Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv f. Zellforschung. Bd. **3**, S. 269—333, 4 Taf., 1909. *S. 152.*

Bally, W. (1916), Zwei Fälle von Polyembronie und Parthenokarpie. Verhandlungen d. Schweiz. naturforsch. Ges. Jahrg. 98, S. 169—170, 1916. *S. 449, 469.*

Baltzer, F. (1909), Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Archiv f. Zellforschung. Bd. **2**, S. 549—632, 2 Taf., 25 Textfig. u. 8 Tabellen, 1909. *S. 382—83.*

— (1910), Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Archiv f. Zellforschung. Bd. **5**, S. 497—621, 5 Taf., 19 Textfig., 1910. *S. 382—83.*

— (1913), Über die Herkunft der Idiochromosomen bei Seeigeln. Sitzungsbericht d. physik.-med. Ges. zu Würzburg. Jahrg. 1913, 5 S. *S. 382—83.*

Bartlett, H. H. (1915a), The mutations of Oenothera stenomeres. Am. Journ. of Bot. Vol. **2**, S. 100—109, 1915. *S. 338—39.*

— (1915b), Additional evidence of mutation in Oenothera. Bot. Gazette. Vol. **59**, S. 81—123, 1915. *S. 338—39.*

— (1915c), Mass Mutation in Oenothera pratincola. Bot. Gazette. Vol. **60**, S. 425 bis 456, 15 Textfig., 1915. *S. 338—39.*

Bary, A. de (1871), Über den Befruchtungsvorgang bei den Charen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. S. 227—239, 1871, Berlin 1872. *S. 73, 122.*

— (1872), Demonstration aus Sporen erzogener Exemplare von Chara crinita. Ber. über die Verhandl. d. bot. Sektion bei d. 45. Versammlg. deutscher Naturforscher usw. zu Leipzig vom 11. Aug. 1872. Bot. Zeitung. Bd. **30**, S. 737, 1872. *S. 38.*

Bary, A. de (1875), Zur Keimungsgeschichte der Charen. Bot. Zeitung, Jahrg. **33**, S. 377—385 usw., 2 Tafeln, 1875. *S. 39, 92.*
— (1878), Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Zeitung. Jahrg. **36**, S. 449—487, 1 Taf., 1878. *S. 7, 16, 199—201, 222—23, 459, 478, 500, 512, 602.*
— (1884), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig (W. Engelmann) 1884. *S. 183.*
— (1888), Spezies der Saprolegnieen. Bot. Zeitung. Jahrg. **46**, S. 597—645, 2 Taf. *S. 165.*
Bary, A. de und Strasburger, Ed. (1877), Acetabularia mediterranea. Bot. Zeitung. Jahrg. **35**, S. 713 u. f., 1 Taf., 1877. *S. 522.*
Bataillon, E. (1910a), L'embryogénèse complète provoquée chez les Amphibiens par piqûre de l'oeuf vierge, larves parthénogénètiques de Rana fusca. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. T. **150**. Paris 1910. *S. 27.*
— (1910b), Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. Arch. de Zoologie expér. et générale. 5. Sér. T. **6**, S. 101—13. 1910. *S. 27.*
Baumann, E. (1911), Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Eine floristisch-kritische und biologische Studie. 554 S., 15 Taf. u. 31 Textfig. (Characeae S. 64—70.) Stuttgart 1911. *S. 109.*
Baur, E. (1911, 1914), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1. Aufl., Berlin 1911. *S. 279, 610—614.* 2. Aufl., Berlin 1914. *S. 97, 137, 273, 279—80, 377, 392, 538, 613.*
Becquerel, P. (1906), Germination des spores d'Atrichum undulatum et d'Hypnum velutinum. Nutrition et développement de leurs protonémas dans des milieux liquides stérilisés. Revue générale de Botanique. T. **18**, S. 49—66, 1906. *S. 196.*
Beer, R. (1912), Studies in spore development. II. On the structure and division of the nuclei in the Compositae. Ann. of Botany, Vol. **26**, S. 705—726, 2 Taf., 1912. *S. 323.*
Belajeff, Wl. (1894), Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora. Bd. **79**, S. 1—48, 1 Taf., 1894. *S. 44.*
Belling, J. (1914), The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain Hybrid Plants. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **12**, S. 303—342, 17 Textfig., 1914. *S. 605.*
Berger, A. (1915), Die Agaven. Beiträge zu einer Monographie. 288 S., 79 Textfig. u. 2 Karten. Jena (G. Fischer) 1915. *S. 484—87.*
Blakeslee, A. F. (1906), Differentiation of sex in thallus gametophyte and sporophyte. Bot. Gazette. Vol. **42**, S. 161—178, 1906. *S. 171, 185.*
— (1915)*, Sexual reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors. Biolog. Bull. Vol. **29**, S. 87—89, 3 Taf., 1915. Ref. in Bot. Gazette. Vol. **61**, S. 264, 1916. *S. 186.*
Blaringhem, L. (1907), Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. (Mutations et traumatismes). Bull. scientifique de la France et de la Belgique. (6. Sér., Vol. 1) T. **41**, S. 1—248, 8 Taf., 1907. *S. 581.*
— (1909), La parthénogénèse des plantes supérieures. Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. **43**, S. 113—170, 17 Textfig., 1909. *S. 443.*
— (1911)*, Les transformations brusques des êtres vivants. Paris (Flammarion) 1911. *S. 581.*
Bonnet, J. (1914), Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. Progr. rei botanicae. Bd. **5**, S. 1—126, 65 Textfig., 1914. *S. 12, 45, 522.*
Boergesen, F. (1913), The marine Algae of the Danish West Indies. Part. 1. Chlorophyceae. 185 S., 126 Fig., 1 Karte. Kopenhagen 1913. *S. 527.*
Boveri, Th. (1889), Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzgsber. d. Ges. f. Morphologie u. Physiologie in München. Bd. **5**, S. 73—80, 3 Fig., 1889. *S. 385.*
— (1895), Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. **2**, S. 394—443, 2 Taf., 1896. *S. 374, 386.*

Boveri, Th. (1914), Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft Würzburg. N. F. Bd. **43**, S. 117—135, 1914. *S. 383.*

Bower, F. O. (1886), On apospory in ferns (With special reference to Mr. Charles T. Druery's Observations). Journ. of the Linn. Soc. Botany. Vol. **21**, S. 360 bis 368, 6 Textfig., 2 Taf., 1886. *S. 202—03.*

— (1913), Fortpflanzung der Pteridophyten. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Bd. **4**, S. 196—212. Jena (G. Fischer) 1913. *S. 203.*

Braun, A. (1852—53), Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 220—268, 1852; S. 45—76, 1853. *S. 44.*

— (1856), Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1856, S. 311—376. *S. 4, 35—36, 52—53, 57—58, 67, 70, 117, 125, 133, 443.*

— (1859), Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne ilicifolia. Abh. d. Berliner Akad. d. Wiss. S. 109—263, Taf. 1—6, 1859. *S. 433, 444, 456, 477, 512.*

— (1867), Die Characeen Afrikas. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 782 bis 800 u. 873—944. 1867. *S. 35—37, 107, 131.*

— (1870), Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 653—753, 1870. (Berlin 1871.) *S. 233.*

— (1872), Nachträgliche Mitteilungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 635—679, 1872. (Berlin 1873.) *S. 234.*

Braun, A. und Nordstedt, O. (1882), Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 1—211, 7 Taf., 1882. *S. 35, 131.*

Bruchmann, H. (1912), Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora. Bd. **104**, S. 180—224, 67 Textfig., 1912. *S. 235—38.*

Buder, J. (1916a), Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreiche. Ber. d. D. bot. Gesellschaft. Bd. **34**, S. 559—576, 1916. *S. 46, 475.*

— (1916b), Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatshefte für den naturwiss. Unterricht. Bd. **9**, Heft 10 und 11/12, 47 S., 13 Textfig., 1916. *S. 46, 475.*

Burgeff, H. (1915), Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kuntze. II. Flora. Bd. **108**, S. 353—448, 13 Textfig., 1915. *S. 98—99.*

Candolle, A. de (1905), La parthénogénèse chez les plantes d'après les travaux récents. Arch. d. Sciences. phys. et nat. T. **19**, 4. Sér., S. 259—272, 1905. *S. 15, 145, 251.*

Chodat, R. (1910), Études sur les Conjuguées. 1. Sur la copulation d'un Spirogyra. Bull. Soc. Bot. de Genève. 2. Sér., T. **2**, S. 158—167, 7 Textfig., 1910. *S. 162—63.*

— (1914), Études sur les Conjuguées. 2. Sur la copulation d'un Mougeotia. Bull. Soc. Bot. de Genève. 2. Sér., T. **6**, S. 1—4, 3 Textfig., 1914. *S. 162.*

— (1916), Sur l'isogamie, l'hétérogamie, la conjugaison et la superfétation chez une algue verte. Arch. d. Sciences phys. et nat. T. **41**, 4. Sér., S. 155—157, 1916. *S. 159.*

Chodat, R. et Bernard, Ch. (1900), Sur le sac embryonnaire d'Hélosis guyanensis. Journal de Botanique. T. **14**, S. 72—79, 1900. *S. 438.*

Church, A. H. (1898), The polymorphy of Cutleria multifida (Grev.) Ann. of Botany. Vol. **12**, S. 75—109, 3 Taf., 1898. *S. 43.*

Claussen, P. (1908), Über Ei-Entwicklung und Befruchtung bei Saprolegnia monoica. Ber. d. D. bot. Gesellschaft. Bd. **26**, S. 144—161, 2 Taf., 1908. *S. 183* bis *184.*

— (1915), Fortpflanzung im Pflanzenreiche. Kultur der Gegenwart. III. Teil, 4. Abt. Bd. **1**, S. 479—518. Leipzig 1915. *S. 101—02.*

Clavaud, A. (1878), Sur la prétendue parthénogénèse du Chara crinita. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux. 4. Sér. T. **2**, S. 246—252, 1878. *S. 37—39, 51, 121.*

— (1884), Sur la prétendue parthénogénèse du Chara crinita. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux. 4. Sér. T. **8**, (38), S. 69. *S. 40.*

Collins, G. N. and Kempton, J. H. (1916)*, Patrogenesis. Journal of Heredity, Vol. **7**, S. 106—118, 1916. Ref. Bot. Centralblatt. Bd. **134**, S. 117, 1917. *S. 373, 376.*

Correns, C. (1889), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. 472 S., 187 Textfig., Jena 1899. *S. 102, 193, 198, 513—14.*
— (1903), Neuere Untersuchungen auf dem Gebiete der Bastardierungslehre. Herbst 1901 bis Herbst 1902. Sammelreferat in Bot. Zeitung 1903 und Bot. Centralblatt. Bd. **92**, S. 481—488, 1903. *S. 370, 374.*
— (1905), Einige Bastardierungsversuche mit anormalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **41**, S. 458—484, 1. Taf., 1905. *S. 537—538.*
— (1907), Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neueren Versuchen mit höheren Pflanzen. 81 S., 9 Textfig., Berlin 1907. *S. 96.*
Correns, C. und Goldschmidt, R. (1913), Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Erweiterte Fassung. 149 S., 55 Fig. Berlin 1913. *S. 96, 119.*
Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J. (1903), Morphology of Angiosperms. 348 Seiten, 113 Textfig., New York 1903. *S. 16, 436, 507.*
Dahlgren, K. V. O. (1916), Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Kungl. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar. Bd. **56**, 80 S., 3 Taf., 137 Textfig., 1916. *S. 334—36, 398.*
Daiber, M. (1904), Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus rossii Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen. Diss. Zürich. 26 S., 2 Taf. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. **39**, S. 177—202, 2 Taf., *S. 591.*
Darwin, Ch. (1859), Über die Entstehung der Arten. (Übersetzt v. J. V. Carus). 7. Aufl. Stuttgart 1884. *S. 273.*
— (1868), Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. (Übersetzt v. J. V. Carus). Bd. I, 530 S., 43 Fig. Stuttgart 1868. *S. 368, 409, 456.* Bd. II, 639 S. *S. 280, 409, 477, 537, 553, 566, 569, 571, 583.*
Davis, B. M. (1911), Cytological Studies on Oenothera. III. A comparison of the reduction divisions of Oenothera Lamarckiana and O. gigas. Ann. of Bot. Bd. **25**, S. 941—974, 3 Taf., 1911. *S. 338—342, 347—48.*
— (1916a), Hybrids of Oenothera biennis and Oenothera Franciscana in the first and second generations. Genetics. Vol. **1**, S. 197—251, 26 Textfig. May 1916. *S. 283.*
— (1916b), Oenothera Neo-Lamarckiana, hybrid of O. franciscana Bartlett × O. biennis Linnaeus. American Naturalist. Vol. **50**, S. 688—696, 1916. *S. 283.*
Day, D. F. (1896)*, Parthenogenesis in Thalictrum Fendleri. Bot. Gazette. Vol. **22**, S. 241, 1896. *S. 6.*
Debski, B. (1897), Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **30**, S. 227—248, 2 Taf., 1897. *S. 43—45, 77—78, 121.*
— (1898), Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **32**, S. 635—670, 2 Taf., 1898. *S. 44—45, 121.*
Delage, Y. (1898), Embryons sans noyau maternel. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. de Paris. T. **127**, S. 528—531, 1898. *S. 176, 374, 386.*
— (1899a), Sur la fécondation mérogonique et ses résultats. C. R. de l'Acad. d. Sc. T. **129**, S. 645—648, 1899. Paris 23. Oct. 1899. *S. 176, 374, 386.*
— (1899b), Études sur la mérogonie. Arch. de Zoologie expériment. et gén. 3. Sér. T. **7**, 383—417, 11 Textfig., 1899. *S. 176, 374, 386.*
— (1899c), Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique. Arch. de Zoologie expériment. et gén. T. **7**, 3. Sér. S. 511—527, 1899. S. *374, 386.*
— (1908), Les vrais facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. Archives de Zoologie expér. et générale. Sér. 4. T. **7**. S. 445—506, 1 Taf., 1908. *S. 27, 151.*
— (1909), Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. Comptes rend. de l'Acad. des Sc. T. 148, S. 453—55, Paris 1909. *S. 151.*
Delaunay, L. (1915), Étude comparée caryologique de quelques espèces du genre Muscari Mill. Mém. de la Soc. des Naturalistes de Kiew. T. **25**, 1915. (Russisch mit französischem Resumé.) Vgl. auch Ref. v. Th. Stomps in Zeitschr. f. Botanik. Bd. **8**, S. 213, 1916. *S. 553—55.*
Dewitz, J. (1913), Über die experimentelle Abänderung von Organismen durch die chemische Beeinflussung ihrer Fortpflanzungskörper. Biolog. Centralblatt. Bd. **33**, S. 10—14, 4 Fig., 1913. *S. 28.*
Diels, L. (1913), Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von Lonicera Untergatt. Periclymenum. Flora. Bd. **105**, S. 184—223, 2 Taf., 26 Textfig., 1913. *S. 576—78.*

Digby, L. (1905), On the Cytology of Apogamy and Apospory. II. Preliminary note on Apospory. Proc. Roy. Soc. of London. Ser. B. Vol. **76**, S. 463—467, 3 Textfig., 1905. *S. 25, 203, 211, 214.*

— (1912), The cytology of Primula Kewensis and of other related Primula Hybrids. Ann. of Botany. Vol. **26**, S. 357—388, 4 Taf., 1912. *S. 332—35, 349, 398.*

— (1914), A critical study of the cytology of Crepis virens. Archiv f. Zellforschung. Vol. **12**, S. 97—146, 3 Tafeln, 1914. *S. 323.*

Dodel, A. (1891), Beiträge z. Kenntnis d. Befruchtungs-Erscheinungen bei Iris sibirica. Festschr. z. Feier d. 50jähr. Doktorjub. d. Herren Proff. Nägeli und Kölliker. 15 S., 3 Taf., Zürich 1891. *S. 437.*

Doncaster, L. (1910), Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Proceedings of the Roy. Soc. of London. Ser. B. Biol. Sc. Vol. **82**, S. 88—113, 3 Taf., 1910. *S. 152.*

Dougal, Mac D. T. (1911), Alterations in Heredity induced by Ovarial Treatments. Bot. Gazette. Vol. **51**, S. 241—257, 3 Textfig., 3 Taf., 1911. *S. 28, 34, 355.*

Druery, Ch. T. (1886a), Observations on a singular mode of development in the Lady-Fern (Athyrium Filix-foemina). Journ. of the Linn. Soc. Botany. Vol. **21**, S. 354—357, 1886. *S. 202—03.*

— (1886b), Further notes on a singular mode of Reproduction in Athyrium Filix-foemina, var. clarissima. Journ. of the Linn. Soc. Botany. Vol. **21**, S. 358—360, 2 Textfig., 1886. *S. 202—03.*

Eichinger, A. (1910), Polyembryonie bei Pflanzen. Naturwiss. Wochenschrift. Bd. **25**, S. 769—773, 7 Textfig., 1910. *S. 436—37, 455.*

Ernst, A. (1901a), Über Pseudohermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing. Flora od. allg. bot. Zeitg. Bd. **88**, S. 1—36, 3 Taf., 1901. *S. 44, 49—50.*

— (1901b), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos bei Tulipa Gesneriana L. Flora od. allg. bot. Zeitg. Bd. **88**, S. 37—77, 4 Taf., 1901. *S. 436—37.*

— (1902), Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst, eine neue oogame Süßwasser-Siphonee. Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. **13**, S. 115—148, 5 Taf., 1902. *S. 526.*

— (1904), Beiträge zur Kenntnis der Codiaceen. Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. **16**, S. 199—236, 3 Taf., 1904. *S. 526.*

— (1909), Apogamie bei Burmannia coelestis Don. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **27**, S. 157—168, 1 Taf., 1909. *S. 145—47, 438—39.*

— (1913a), Embryobildung bei Balanophora. Flora. Bd. **106**, S. 129—159, 2 Taf., 1913. *S. 7, 145, 307, 310—11, 438.*

— (1913b), Zur Kenntnis der Apogamie und Parthenogenesis bei Angiospermen. Verhandl. d. schweiz. naturf. Ges. Frauenfeld. S. 222—234, 3 Textfig., 1913. *S. 7, 145, 307, 439.*

— (1913c), Fortpflanzung der Gymnospermen und Angiospermen. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Bd. IV, S. 227—261, 37 Abbild., Jena 1913. *S. 146.*

— (1916), Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. **17**, S. 203—250, 5 Textfig., 1917. *S. 3, 31.*

— (1917), Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Jahrg. **62**, S. 336—348. 1917. *S. 363.*

Ernst, A. und Bernard, Ch. (1909—1912), Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas.

3. Embryologie von Thismia javanica J. J. Sm. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Sér., Bd. **8**, S. 48—61, 4 Taf., 1909.

6. Beiträge zur Embryologie von Thismia clandestina Miq. und Thismia Versteegii Sm. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Sér., Bd. **9**, S. 70—78, 2 Taf., 1911. *S. 7, 18, 22, 324.*

9. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von Burmannia candida Engl. und B. Championii Thw. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Sér., Bd. **10**, S. 161—188, 5 Taf., 1912. *S. 324.*

12. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von Burmannia coelestis Don. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Ser., Bd. **11**, S. 234—257, 4 Taf., 1912. *S. 147, 306, 324.*

Ernst, A. und Schmid, Ed. (1909), Embryoentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **27**, S. 176—186, 1 Taf., 1909. *S. 17, 309.*

— (1913), Über Blüte und Frucht von Rafflesia. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Ser., Bd. **12**, S. 1—58, 8 Taf., 1913. *S. 17, 309.*

Ewert-Proskau (1906), Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landw. Jahrb. Bd. **35**, S. 259—287, 2 Taf., 1906. *S. 408.*

— (1909), Neuere Untersuchungen über Parthenokarpie bei Obstbäumen und einigen anderen fruchttragenden Gewächsen. Landw. Jahrb. Bd. **39**, S. 767—839, 1 Taf., 7 Textfig., 1909. *S. 408.*

— (1910a), Parthenokarpie bei der Stachelbeere. Landw. Jahrb. Bd. **39**, S. 463—470, 2 Taf., 1910. *S. 408.*

— (1910b), Die korrelativen Einflüsse des Kerns beim Reifeprozeß der Früchte. Landw. Jahrb. Bd. **39**, S. 471—486, 1910. *S. 408.*

Exo, A. (1916), Poa alpina und die Erscheinung der Viviparie bei ihr. Diss. 54 S., 9 Textfig., Bonn 1916. *S. 500, 504—07, 511.*

Faber, F. C. v. (1912), Spirogyra tjibodensis n. sp. Eine schnell „zerspringende Form" mit Parthenosporen-ähnlichen und normalen Zygoten. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Sér., Bd. **11**, S. 258—265, 1912. *S. 161.*

Falkenberg, P. (1879), Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. **1**, S. 420—447, 1 Taf., 1879. *S. 42, 178.*

Farlow, W. G. (1874a), Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farn-Prothallien. Bot. Zeitg. Bd. **32**, S. 180—183, 1874. *S. 199, 222.*

— (1874b), An asexual growth from the Prothallus of Pteris cretica. Quart. Journ. of mic. Science. Vol. **14**, S. 266—272, 2 Taf., 1874. *S. 199.*

Farmer, J. B. and Digby, L. (1907), Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany. Vol. **21**, S. 161—199, 5 Taf., 1907. *S. 202—219, 222, 225—26.*

— (1910), On the Cytological features exhibited by certain Varietal and Hybrid Ferns. Ann. of Botany. Vol. **24**, S. 191—212, 3 Taf., 1910. *S. 227, 540.*

— (1914), On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. roy. Soc. Vol. **205**, S. 1—25, 2 Taf., 14 Kurven, London 1914. *S. 334.*

Farmer, J. B., Moore, J. E. S. and Digby, L. (1903), On the cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary note on Apogamy. Proc. of the R. Soc. of London. Vol. **71**, S. 453—457, 4 Textfig., 1903. *S. 208.*

Farmer, J. B. and Williams, J. Ll. (1898), Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life-history and cytology. Phil. Transact. R. Soc. Vol. **190**, S. 623—645, 6 Taf., London 1898. *S. 174—75, 386, 522.*

Federley, H. (1913), Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **9**, S. 1—110, Taf. 1—4. *S. 293—97, 359.*

— (1914), Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Öfversigt of Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. **56**, Afd. A. No. 13, 28 S., 12 Fig., 1913 bis 1914. *S. 293—97, 355—59.*

— (1915a), Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von Smerinthus populi var. austanti ✕ populi. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit. l. c. Bd. **57**, Afd. A. No. 26, 36 S., 5 Fig., 1914—1915. *S. 293—97.*

— (1915b), Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastardes Dicranura erminea ♀ × D. vinula ♂. l. c. Bd. **57**, Afd. A. No. 30, 26 S., 10 Fig., 1915—1916. *S. 293, 297—98.*

— (1916), Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastardes Chaerocampa porcellus ♀ × elpenor ♂. l. c. Bd. **58**, Afd. A. No. 12, 17 S., 4 Fig., 1915—1916. *S. 293—97.*

Filarszky, N. (1893), Die Characeen (Characeae L. Cl. Richard) mit besonderer Rücksicht auf die in Ungarn beobachteten Arten. 129 S., 20 Textfig., 5 Taf. Budapest 1893. *S. 53—54, 114.*

Fischer, A. (1880), Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. **14** (N. F. **7**), S. 90—132, 4 Taf., 1880. *S. 438.*
— (1907), Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **25**, S. 108—122, 1907. *S. 95.*
Fischer, Ed. (1913), Fortpflanzung der Pilze. Handwörterb. d. Naturwissenschaften. Bd. **4**, S. 178—186, 1913 und „Pilze" l. c. Bd. **7**, S. 880—929, 1912. *S. 527.*
Fischer, H. (1890), Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau 1890. *S. 489.*
— (1909), Über Aspidium remotum Al. Br.: Kreuzung oder Mutation? Ein neuer Fall von Apogamie. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **27**, S. 495—502, 1909. *S. 227.*
Fitting, H. (1909), Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biolog. Centralblatt. Bd. **29**, S. 193—206 u. 225—239, 1909. *S. 407, 410.*
— (1913), Folgen der Bestäubung und Befruchtung. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. **4**, S. 261—265, 1913. *S. 410.*
— (1917), Die Pflanze als lebender Organismus. 44 S., Jena (G. Fischer) 1917. *S. 293—97, 359.*
Focke, W. O. (1881), Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. 569 S., Berlin 1881. *S. 112, 192—95, 226—29, 274, 281—84, 295, 368, 370, 373, 409, 483, 603.*
— (1890), Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Abhandl. d. naturw. Vereins Bremen. Bd. **11**, S. 413—422, 1890. *S. 370, 479, 485.*
— (1914), Species Ruborum. Monographia generis rubi Prodromus. Pars III. Bibliotheca botanica. Bd. **83** I u. II, 274 S., 67 Abb., 1914. *S. 393.*
Formiggini, L. (1908), Contributo alla conoscenza delle Characee della Sicilia. Bullettino della Soc. botanica. S. 81—86, 1908. *S. 57.*
Fries, W. (1910), Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina. Arch. f. Zellforschg. Bd. **4**, S. 44—80, 3 Taf. 1910. *S. 152.*
Furlani, J. (1904), Zur Embryologie von Colchicum autumnale L. Österreich. bot. Zeitschr. Bd. **54**, S. 318—324 u. 373—379, 1 Taf., 1904. *S. 444.*
Ganong, W. F. (1898), Upon polyembryony and its morphology in Opuntia vulgaris. Bot. Gazette. Vol. **25**, S. 221—228, 1 Taf., 1898. *S. 444—47, 456.*
Gard, Méd. (1910), Sur un hybride des Fucus platycarpus et F. ceranoides. C. R. Acad. Sc. Paris. T. **151**, S. 888—890, 1910. *S. 173, 179.*
Gärtner, C. F. v. (1844), Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen. Stuttgart 1844. *S. 4, 406.*
— (1849), Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 790 S., Stuttgart 1849. *S. 274, 284, 368—70, 409, 566, 602, 609.*
Gates, R. R. (1908), The chromosomes of Oenothera. Science. N. S. Vol. **27**, S. 19—195, 1908. *S. 338, 353.*
— (1909), The stature and chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. f. Zellforschg. Bd. **3**, S. 525—552, 1909. *S. 217, 338—40, 347, 353.*
— (1911a), Mutation in Oenothera. American Naturalist. Bd. **45**, S. 577—606, 1911. (Referat: Bot. Centralblatt. Bd, **131**, S. 580, 1916.) *S. 283, 338.*
— (1911b), Pollen-Formation in Oenothera gigas. Ann. of Bot. Bd. **25**, S. 909—940, 4 Taf., 1911. *S. 283, 338, 341—42, 347, 540—41.*
— (1913), Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biol. Centralbl. Bd. **33**, S. 92—99, 113—150, 1913. *S. 347, 353.*
— (1915), The mutation factor in evolution with particular reference to Oenothera. XIV and 353 S., London 1915. *S. 337—38.*
Gates, R. R. and Thomas, N. (1914), A cytological study of Oenothera mut. lata and O. mut. semilata in relation to mutation. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. **59**, S. 523—571, 1914. *S. 353.*
Geerts, J. M. (1909), Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. d. Trav. bot. Néerlandais. T. **5**, S. 93—209, 18 Taf., 1909. *S. 338, 347.*
— (1911), Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **29**, S. 160—166, 1 Taf., 1911. *S. 330, 353.*

Georgevitch, P. (1910), Aposporie und Apogamie bei Trichomanes Kaulfussii Hk. et Grew. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **48**, S. 155—170, 30 Textfig., 1910. *S. 208.*
Giard, A. (1887), La castration parasitaire. Bull. sc. du Nord de la France. 2e Sér., 10e année, T. **18**, S. 1—28, 1887. *S. 581.*
— (1888), Sur la castration parasitaire du Lychnis dioica L. par l'Ustilago antherarum Fr. Compt. rend. d. S. de l'Acad. d. Sc. T. **107**, S. 757—759, Paris 1888. *S. 581.*
— (1899), Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des métazoaires. Compt. rend. hebd. d. Séances et Mém. de la Soc. de Biologie. XI. Sér., T. **1**, S. 857—860, 1899. *S. 387.*
— (1903), Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Compt. rend. hebd. Séances et Mém. d. l. Soc. de Biologie. T. **15**, S. 779—782, 1903. *S. 370, 374, 387.*
Godlewski, E. jun. (1906), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. **20**, S. 579—643, 2 Taf., 1906. *S. 378—80.*
— (1911), Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas von verschiedenen Tierklassen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. **33**, S. 196—254, 1912, 4 Fig., 3 Taf. *S. 381.*
— (1912—14), Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. III. Teil, Bd. 2, S. 457—1022. *S. 377, 581, 590.*
— (1915), Fortpflanzung im Tierreiche. Die Kultur der Gegenwart. III. Teil, 4. Abt. 1: Allgemeine Biologie. S. 405—478, Leipzig u. Berlin 1915. *S. 377, 590.*
Goebel, K. (1880), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitg. Bd. **38**, S. 753 u. f., 1 Taf., 1880. *S. 500.*
— (1900), Bemerkung zu der vorstehenden Mitteilung (M. Möbius: Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.) Biol. Centralblatt. Bd. **20**, S. 571—72, 1900. *S. 444.*
— (1901), Archegoniatenstudien. IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella. Flora. Bd. **88**, S. 207—228, 16 Textfig. ,1901. *S. 235.*
— (1902), Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora od. allg. bot. Zeitg. Bd. **90**, S. 279—305, 9 Textfig., 1902. *S. 44.*
— (1905), Aposporie bei Asplenium dimorphum. Flora. Erg. Bd. z. Jahrg. 1905, Bd. **95**, S. 239—244, 3 Textfig., 1905. *S. 202, 223—24.*
— (1913—15), Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena 1913; II. Spezielle Organographie. 1. Bryophyten. 2. Aufl. Jena 1915. *S. 125, 193, 208, 222—23, 543, 575, 579, 582.*
— (1915), Morphologische und biologische Bemerkungen. 26. Selaginella anocardia, eine weitere apogame Art. Flora. Bd. **108**, S. 324—326, 1915. *S 238.*
Goldschmidt, R. (1912), Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Arch. f. Zellforschg. Bd. **9**, S. 331—344, 6 Textfig., 1913. *S. 388.*
— (1913), Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1913. *S. 282.*
Götz, G. (1899), Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Botan. Zeitg. Bd. **57**, S. 1—13, 1 Taf., 1899. *S. 44—45, 77, 121.*
Gregory, R. P. (1909), Note on the Histology of the Giant and Ordinary Forms of Primula sinensis. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. **15**, Part 1, S. 239—246, 1 Taf., 1909. *S. 335—36.*
Gregory, R. P. (1912), The chromosomes of a giant form of Primula sinensis. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. **16**, S. 560, 1911. *S. 336.*
— (1914), On the Genetics of tetraploid plants in Primula sinensis. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B., Vol. **87**, S. 484—492. 1914. *S. 335—36.*
Guignard, L. (1886), Observations sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux. Bull. de la Soc. bot. de Lyon. T. **4**, S. 66—75, 1886. *S. 292.*
— (1889a), Sur la formation des anthérozoides des Characées. Compt. rend. hebd. d. Séances de l'Acad. d. Sciences Paris. T. **108**, S. 71—73, 1889. *S. 44.*
— (1889b), Développement et constitution des anthérozoides. I. Characées. Revue générale de Botanique. S. 11—27, 63—78, 136—145, 175—194, 5 Taf., 1889. *S. 44.*
— (1901), La double fécondation dans le Najas maior. Journ. de Botanique. T. **15**, S. 205—213, 14 Textfig. *S. 437.*

Guilliermond, A. (1913), Les progrès de la cytologie des Champignons. Progr. rei botanicae. T. 4, S. 389—542, 82 Textfig., 1913. *S. 527—28.*

Haberlandt, G. (1890), Zur Kenntnis der Conjugation bei Spirogyra. Sitzgsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Wien, Math. nat. Klasse. Bd. **99**, S. 390—400, 1 Taf., 1890. *S. 160.*

Haecker, V. (1912), Allgemeine Vererbungslehre. II. Aufl. Braunschweig 1912. *S. 282.*

Hagedoorn, A. L. (1908), On the purely motherly character of the hybrids produced from the eggs of Strongylocentrotus. Arch. f. Entw.-Mechanik. Vol. **27**, S. 1—20, 19 Fig., 1909. *S. 379.*

Hallas, E. (1895), Om en ny Zygnema-Art med Azygosporer. Botan. Tidskrift. Bd. **20**, S. 1—16, 2 Taf., Kopenhagen 1895. *S. 166.*

Hanstein, J. (1877), Die Parthenogenesis der Caelebogyne ilicifolia (nach gemeinschaftlich mit A. Braun angestellten Beobachtungen mitgeteilt). Bot. Abhandlungen a. d. Gebiet d. Morphologie und Physiologie. III. Teil, Bd. 3, S. 1—58, 3 Taf., 1877. *S. 465.*

Hartmann, M. (1909), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenkunde. Bd. **14**, S. 264—334, 1909. *S. 8, 32, 142, 476, 5-7.*

Hassall, A. H. (1845), A history of the British Freshwater Algae. London 1845, 2 Bde. *S. 164.*

Hayek, A. v. (1916), Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. Bd. 1, 1916, *S. 94.*

Hegelmaier, F. (1897), Zur Kenntnis der Polyembryonie von Allium odorum L. Bot. Zeitg. Bd. **55**, Abt. I, S. 133—140, 1 Taf., 1897. *S. 438, 444, 451, 455.*

— (1903), Zur Kenntnis der Polyembryonie von Euphorbia dulcis Jacq. (purpurata Thuill). Ber. d. D. bot. Ges. Bd. **21**, S. 6—19, 1 Taf., 1903. *S. 444, 450, 453.*

Hegi, G. (1906—1915), Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. **1—3**, München 1906—1915. *S. 478, 501.*

Heilbronn, A. (1910), Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora. Bd. **101**, S. 1—42, 43 Textfig., 1910. *S. 200—01, 219, 224, 227, 229, 231.*

Heim, C. (1896), Untersuchungen über Farnprothallien. Flora. Bd. **82**, S. 329—373, 16 Textfig., 1896. *S. 201.*

Heinricher, E. (1911), Zur Frage nach den Unterschieden zwischen Lilium bulbiferum L. und L. croceum Chaix. Über die Geschlechtsverhältnisse des letzteren auf Grund mehrjähriger Kulturen. Flora. Bd. **103**, S. 54—73, 1911. *S. 481—82.*

— (1914), Untersuchungen über Lilium bulbiferum L., Lilium croceum Chaix und den gezüchteten Bastard Lil. sp. ♀ × L. croceum Chaix ♂. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse. Bd. **123**, Abt. 1, S. 1195—1220, 1 Taf., 2 Textfig., 1914. *S. 481—83, 498.*

Herbst, K. (1906—1912), Vererbungsstudien I—VII. 4. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung). Archiv f. Entw.-Mechan. Bd. **22**, S. 473—497, 1 Taf., 1906. *S. 377.*

5. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. Ebenda. Bd. **24**, S. 185 bis 238, 3 Taf., 1907. *S. 377.*

6 u. 7. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. Ebenda. Bd. **27**, S. 266—308, 4 Taf., 1909, und Bd. **34**, S. 1—89, 6 Taf., 1912. *S. 377.*

Herla, V. (1895), Étude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Archives de Biologie. T. **13**, S. 423—520, 5 Taf., 1895. *S. 327.*

Hertwig, G. (1913), Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. **81**, Abt. II, S. 87—127, 2 Taf., 6 Textfig., 1913. *S. 385.*

Hertwig, O. (1912), Allgemeine Biologie. 4. Aufl., 787 S., 478 Textfig., Jena 1912. *S. 5, 145, 149—50, 282, 293, 360, 377.*

— (1916), Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufalltheorie. Jena 1916. *S. 378.*

Hertwig, O. und R. (1887), Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang d. tierischen Eies unter dem Einfluß äuss. Agentien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. **20**, S. 120–241, 477–510, 7 Tafeln, 1887. *S. 385.*

Hertwig, P. (1917), Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen (Sammelreferat). Zeitschrift f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. **17**, S. 254—261, 1917. *S. 385, 557.*

Hertwig, R. (1914), Die Abstammungslehre. „Kultur der Gegenwart". III. Teil, 4. Abt., Bd. **4**. Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie und Biogeographie. S. 1—91, Leipzig u. Berlin 1914. *S. 611.*

Hieronymus, G. (1911), Selaginellarum sp. nov. vel non satis cognitae. III. Sel. spec. Herbarii O. Beccari. Hedwigia. Bd. **50**, S. 1—37, 1911. *S. 236.*

— (1913), Neue Selaginella-Arten Papuasiens nebst allgemeinen Bemerkungen über das Vorkommen der Selaginellen in Papuasien. Bot. Jahrb. f. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Bd. **50**, S. 1—45, 1913. *S. 238—39.*

Hieronymus G. und Sadebeck, R. (1900), Selaginellaceae. Natürl. Pflanzenfamilien. I. Teil, Bd. **4**, S. 621—715, 1900. *S. 236—37, 239.*

Hildebrand, F. (1896), Über Selbststerilität bei einigen Cruciferen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **14**, S. 324—327, 1896. *S. 499.*

— (1908), Über Sämlinge von Cytisus Adami. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **26a**, S. 590—595, 1908. *S. 411.*

Himmelbaur, W. (1912)*, Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von Ribes pallidum O. u. D. Jahrb. Hamburg. wiss. Anstalt. Bd. **29**, 3. Beih. Arbeit. d. bot. Staatsinstitute. S. 149–245, 69 Fig. *S. 327.*

Hofmeister, W. (1858), Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. I. S. 82—188, 4 Taf., 1858. *S. 440.*

— (1861), Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wissenschaften. S. 631—760, 25 Taf., Leipzig 1861. *S. 440*

— (1867), Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. *S. 440.*

Holmgren, J. (1916), Apogamie in der Gattung Eupatorium. (Vorläufige Mitteilung). Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. **10**, S. 263—268, 10 Textfig., 1916. *S. 7, 288—90, 301, 323—25.*

Holtz, L. (1891), Die Characeen Neuvorpommerns mit der Insel Rügen und Usedom. Mitt. a. d. naturwiss. Verein f. Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. Bd. **23**, S. 99—156, 1891. *S. 49.*

— (1905), Über Characeen, gesammelt in Australien und auf Sizilien. Mitt. a. d. naturwiss. Verein f. Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. Bd. **30**, S. 36—43, (1905), Berlin 1906. *S. 56, 114.*

— (1906)*, Neue Fundorte von Characeen auf der Insel Sizilien. Nuova Notarisia. Ser. 16, Bd. **21**, 1906. *S. 56.*

Hoyt, W. D. (1910), Physiological aspects of fertilization and hybridization in Ferns. Bot. Gazette. Vol. **49**, S. 340—370, 1910, 12 Fig. *S. 226, 229, 231.*

Hull, E. D. (1915)*, Polyembryony in Opuntia Rafinesquii. Am. Bot. Bd. **21**, S. 56—57, 1915. *S. 456.*

Hunger, E. (1887), Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Diss. 63 S., Rostock 1887. *S. 478, 487, 500—01, 505—08.*

Hurst, C. Ch. (1900)*, Notes on some experiments in hybridization and cross-breeding. Journ. of the Roy. Horticult. Soc. Vol. **24**, 1900, S. 104. *S. 373—75.*

Hy, F. (1913), Les Characées de France. Bull. de la Soc. bot. de France. Sér. 4 Bd. **13**, Mém. 26, S. 1—47, 3 Taf., 1913. *S. 53, 108, 119.*

Jacobson-Stiasny, E. (1916), Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. 1. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. Sitzgsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math. naturwiss. Kl. Abt. I, Bd. **125**, 9. u. 10. Heft, 140 S. *S. 313—14.*

Janchen, E. und Watzl, B. (1908), Ein neuer Dentaria-Bastard. Österr. botan. Zeitschr. Bd. **58**, S. 36. 1908. *S. 497.*

Jeffrey, E. C. (1914), Spore conditions in Hybrids and the mutation Hypothesis of de Vries. Botan. Gazette. Vol. **58**, S. 322—336, 4 Taf., 1914. *S. 536.*

— (1915)*, Some fundamental morphological objections to the mutation theorie of de Vries. American Naturalist. Vol. **49**, S. 1—21, 1915. *S. 536.*

Jeffrey, E. C. (1916)*, Hybridism and the rate of evolution in Angiosperms. American Naturalist, Vol. **50**, S. 129—149, 8 Textfig. Ref. Bot. Centralbl. Bd. **134**, S. 146, 1917, *S. 536.*

Ikeno, S. (1910), Sind alle Arten d. Gattung Taraxacum parthenogenetisch? Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **28**, S. 394—397, 1910. *S. 323.*

Johannsen, W. (1913), Elemente der exakten Vererbungslehre. 2. Aufl. Jena 1913. *S. 598, 609—10.*

— (1915), Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre, Variabilität, Vererbung, Kreuzung und Mutation. Die Kultur der Gegenwart. III. Teil, 4. Abt., Bd. **1**: Allgem. Biologie. S. 597—661, Leipzig u. Berlin 1915. *S. 610.*

Johow, Fr. (1881), Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitg. Bd. **39**, S. 729—743; 745—753, 1 Taf., 1881. *S. 43.*

Jost, L. (1913), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913. *S. 2, 281, 340, 453.*

Ishikawa, M. (1916), A List of the number of Chromosomes. The botanical Magazine. Vol. **30**, S. 404—448, 32 Textfig., 1916. *S. 320, 323, 357.*

Juel, H. O. (1897), Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **30**, S. 205—226, 3 Taf., 1897. *S. 423, 480.*

— (1900a), Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **35**, S. 626—659, 2 Taf., 1900. *S. 149, 292, 295—97, 331.*

— (1900b), Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. **33**, 59 S., 6 Taf., 1900. *S. 6, 120, 146—47, 240—47, 289, 323, 475.*

— (1904), Die Tetradenteilungen in der Samenanlage von Taraxacum. Arkiv för Botanik. Bd. **2**, Sep.-Abdr., S. 1—9, 1904. *S. 6, 323.*

— (1905), Die Tetradenteilung bei Taraxacum und anderen Cichorieen. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. **39**, 21 S., 3 Taf., 1905. *S. 147, 287—88, 301, 323.*

— (1907), Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nova Acta r. Soc. Sc. Upsaliensis. IV. Ser., Bd. **1**, S. 1—41, 4 Taf., 1907. *S. 328, 479.*

Julin, Ch. (1894), La castration parasitaire et ses conséquences biologiques chez les animaux et les végétaux. Revue générale des Sciences pures et appliquées. T. **5**, S. 597—606, 1894. *S. 580—81.*

Kägi, H. (1915), Die Arten der Sektion Dentaria des Züricher Oberlandes. 12. Bericht d. Zürch. botan. Gesellschaft. 1911—1914. 15 S., Zürich 1915. *S. 492, 497—99.*

Kaiser, O. (1896), Über Kernteilungen der Characeen. Botan. Zeitung. Bd. **54**, S. 61—79, 1 Taf., 1896. *S. 43.*

Karsten, G. (1909), Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora od. allgem. bot. Zeitung. Bd. **99**, S. 1—11, 1 Taf., 1909. *S. 160, 168.*

Keeble, F. (1912), Gigantism in Primula sinensis. Journ. of Genetics. Vol. **2**, S. 163—188, 1 Taf., 5 Textfig., 1912/13. *S. 336.*

Kerner, A. (1871), Können aus Bastarden Arten werden? Österreich. botan. Zeitschr. Bd. **21**, S. 34—41, 1871. *S. 611.*

— (1877), Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. Österr. botan. Zeitschrift. Bd. **27**, S. 133, 1877. *S. 53.*

Kerner v. Marilaun, A. (1891), Pflanzenleben. Bd. II. Geschichte der Pflanzen. Leipzig u. Wien 1891. *S. 193, 612.*

Kindler, Th. (1914), Gametophyt und Fruchtansatz bei Ficaria ranunculoides. Österr. botan. Zeitschrift. Bd. **64**, S. 73—85, 1914. *S. 479.*

Kinzel, W. (1913), Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913. *S. 95.*

— (1916), Über die Viviparie der Gräser und ihre Beziehungen zu ähnlichen Störungen der normalen Fruchtentwicklung, sowie zu Mißbildungen anderer Art. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. **26**, S. 285—291, 1916. *S. 509.*

Kirchner, O. (1904), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **22**, S. (83)—(97), 1904. *S. 19, 21.*

Kirchner, O., Loew, E. und Schröter, C. (1912—13), Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. I. 3, Liefg. 16, 1912; Liefg. 17, 1913. *S. 478—82.*

Klebs, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. *S. 5, 6, 12—13, 89, 161, 164—167, 555.*
— (1898), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **32**, S. 1—70, 2 Textfig., 1898. *S. 5, 13.*
— (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta de Bary. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **33**, S. 513—593, 2 Textfig., 1899. *S. 183, 185.*
— (1905), Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **42**, S. 153—320. 27 Textfig., 1 Taf. *S. 555, 598.*
— (1906), Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. nat. Ges. zu Halle. Bd. **25**, S. 132—294, 12 Taf., 21 Fig., 1903—1906. *S. 581.*
— (1909), Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. math. nat. Kl. 5. Abt., 32 S. 1 Taf., Jahrg. 1909. *S. 582.*
— (1913a), Physiologie der Fortpflanzung. Handw. d. Naturwiss. Bd. **4**, S. 276—296. 1913. *S. 555.*
— (1913b), Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzgsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math. nat. Kl. Abt. B., 5. Abhandl., 47 S., Jahrg. 1913. *S. 555.*
— (1916a), Zur Entwicklungs-Physiologie der Farnprothallien. Erster Teil. Sitzgsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math. nat. Klasse. Abt. B. Biolog. Wiss. 82 S., 11 Textfig., 1916. *S. 229—30.*
— (1916b), Über erbliche Blütenanomalien beim Tabak. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **17**, S. 53—119, 16 Textfig., 1 Taf., 1916. *S. 581* bis *582.*
Knuth, P. (1898), Handbuch der Blütenbiologie. II. 1. Ranunculaceae bis Compositae. 1898. *S. 491.*
Kölreuter, J. G. (1761—66), Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Ostwalds Klassiker d. exakt. Wissenschaften. Nr. 41, 266 S., Leipzig 1893. *S. 274, 609.*
Körnicke, M. (1905), Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **23**, S. 404 bis 415, 1 Taf., 1905. *S. 556—557.*
Kuckuck, P. (1917), Über Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **35**, S. 557—578, 5 Textfig., 1917. *S. 519.*
Kupelwieser, H. (1908), Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Archiv f. Entwicklungs-Mech. Bd. **27**, S. 434—462, 3 Textfig., 3 Taf., 1909. *S. 378.*
— (1912), Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Arch. f. Zellforschung. Bd. **8**, S. 352—395, 4 Textfig., 3 Taf., 1912. *S. 379.*
Kylin, H. (1916a), Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) Ag. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. Zeitschr. f. Botanik. Bd. **8**, S. 545—586, 11 Textfig., 1916. *S. 11, 46.*
— (1916b), Über den Generationswechsel bei Laminaria digitata. Svensk bot. Tidskrift. Bd. **10**, S. 551—561, 5 Textfig., 1916. *S. 519.*
Laage, A. (1907), Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Beih. z. botan. Centralbl. Bd. **21**, 1. Abt., S. 76—115, 10 Textfig., 1907. *S. 196.*
Lagerheim, G. (1883), Bidrag till Sveriges algflora. Öfversigt af K. Vet. Akad. Förhandlingar. Vol. **2**, S. 37—76, 1 Taf., 1883. *S. 165.*
Land, W. J. G. (1900), Double fertilization in Compositae. Bot. Gazette. Vol. **30**, S. 252—260, 2 Taf., 1900. *S. 323.*
Lang, A. (1909), Über Vererbungsversuche. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Ges. S. 17—84, 2 Taf., 3 Textfig., 1909. *S. 278.*
— (1914a), Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. I. Hälfte. 892 S., 244 Textfig., 4 Taf., Jena 1914. *S. 109, 273, 276, 278, 281, 377, 598.*
— (1914b), Geschlechtlich erzeugte Organismen mit ausschließlich väterlichen oder mit ausschließlich mütterlichen Eigenschaften. Festschr. d. Dozenten d. Univ. Zürich. S. 25—46, 12 Textfig., 1914. *S. 377, 380, 403.*

Lang, W. H. (1898), On apogamy and the development of sporangia upon Fern Prothalli. Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. Vol. **190**, S. 187—238, 5 Taf., 1898. *S. 201, 203, 222.*

Lary de Latour, Er. de (1908), Sur des particularités cytologiques du développement des cellules-mères du pollen de l'Agave attenuata. C. R. Ac. Sc. Paris. T. **146**, S. 833—836, 1908. *S. 490.*

Lehmann, E. (1914), Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **13**, S. 88—175, 1 Taf., 8 Textfig., 1915. *S. 610, 614.*

Leonhardi, H. v. (1863), Die bisher bekannten österreichischen Armleuchtergewächse, besprochen vom morphogenetischen Standpunkte. Verhandl. des naturf. Vereins in Brünn. Bd. **2**, S. 122—224, 1863. *S. 53.*

Lessing, Chr. Fr. (1834), Beitrag zur Flora des südlichen Urals und der Steppen. Linnaea. Bd. **9**, S. 145—213, 1834, Halle 1835. *S. 52.*

Lidforss, B. (1914), Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre. Bd. **12**, S. 1—13, 1914. *S. 292, 391.*

Litardière, R. de (1912), Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radiculaire de quelques Polypodiacées. C. R. hebd. d. S. de l'Acad. des Sc. T. **154**, S. 1097—1100, 1912. *S. 217.*

Loeb, J. (1899), On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal Larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea-urchin. The American Journal of Physiology. Vol. 3, S. 135—138, 1899. *S. 26.*

— (1901), Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. Archiv für Entwicklungs-Mechanik d. Organismen. Bd. **13**, S. 481 bis 486, 1902. *S. 26.*

— (1903), Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Archiv (Pflügers) für die gesamte Physiologie d. Menschen und d. Tiere. Bd. **99**, S. 323—356, 1903. *S. 111, 377.*

— (1906), Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorganges. Deutsche Ausgabe v. E. Schwalbe. 532 S., 12 Fig., Leipzig 1906. *S. 26.*

— (1907), Über die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese. Archiv f. d. gesamte Physiologie. Bd. **118**, S. 572—582, 1907. *S. 26.*

— (1909), Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. 259 S., 56 Textfig., Berlin 1909. *S. 26.*

Longo, B. (1908), La poliembrionia nello Xanthoxylum Bungei Planch. senza fecondazione. Bullettino d. Soc. bot. italiana. S. 113—115, Firenze 1908. *S. 444.*

Loprioro, G. (1901), Un 'escursione al lago di Pergusa. Sep. 4 S., 1901. *S. 57, 94.*

Lotsy, J. P. (1899), Balanophora globosa Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Bd. **16**, S. 174—186, 1899. *S. 7, 307.*

— (1907), Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Algen und Pilze. Jena 1907. *S. 182, 527.*

— (1912), Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **8**, S. 325—333, 1912. *S. 279, 610, 613.*

— (1913), Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. Progr. rei botanicae. Bd. **4**, S. 361—388, 1913. *S. 597, 613.*

— (1914), La théorie du croisement. Arch. Néerl. d. Sc. exact. et natur. Sér. III, B. Bd. **2**, S. 178—238, 1 Taf. *S. 613.*

— (1915a), Het tegenwoordige standpunt der Evolutieleer. 121 S., Den Haag (Martinus Nijhoff) 1915. *S. 613.*

— (1915b), Kreuzung oder Mutation die mutmaßliche Ursache der Polymorphie? Zeitschr. f. ind. Abstammgs- u. Vererbungslehre. Bd. **14**, S. 204—225, 1915. *S. 613.*

— (1916a), Qu'est-ce qu'une espèce? Archives Néerl. d. Sc. exactes et naturelles. Sér. III. B, Bd. 3, S. 57—110. *S. 599, 613.*

— (1916b), Antirrhinum rhinanthoides mihi, une nouvelle espèce Linnéenne, obtenue expérimentalement. Arch. Néerl. d. Sc. ex. et nat. Ser. III B, Bd. 3. S. 195 bis 204, 1 Taf. *S. 613.*

— (1916c), Evolution by means of hybridization. 8°, VIII, 166 S., 2 Textfig., The Hague (M. Nijhoff) 1916. *S. 613.*

Lundström, A. E. (1909), Kastreringsförsök med Rosa-former. Svensk botanisk Tidskrift. Bd. **3**, (15)—(16), 1909. *S. 322.*

Lutz, A. M. (1907), A preliminary note on the chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its mutants, O. gigas. Science, N. S. Vol. **26**, S. 151—152, 1 Textfig., 1907, *S. 338, 353.*

— (1912), Triploid mutants in Oenothera. Biolog. Centralblatt. Bd. **32**, S. 385—435, 7 Textfig., 1912. *S. 350, 353.*

Marchal, Él. et Ém. (1905), Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques. Mém. publ. par l'Acad. r. de Belgique. (Classe des sciences.) II. Sér., T. **1**, 1904—1906. *S. 101, 542.*

— (1907), Aposporie et sexualité chez les Mousses. Acad. r. de Belgique. Bull. de la Classe des Sciences. S. 765—789, 1907. *S. 102, 196, 542—44.*

— (1909), Aposporie et sexualité chez les Mousses. II. Acad. r. d. Belgique. Bull. de la Classe des Sciences. S. 1249—1288, 1909. *S. 19, 73, 102, 196, 542.*

— (1911), Aposporie et sexualité chez les Mousses. III. Acad. r. de Belgique. Bull. de la Classe des Sciences. S. 750—778, 1 Taf., 1911. *S. 19, 73, 102, 196—98, 542—44.*

— (1912), Recherches cytologiques sur le genre „Amblystegium". Bull. de la Soc. r. de Botanique de Belgique. 2. Sér., T. **1**, (Vol. jubilaire), S. 189—200, 1 Taf., 1912. *S. 102, 196—98, 542.*

Marinelli, O. (1896), Alcune notizie sopra il lago di Pergusa in Sicilia. Rivista geografica italiana. III. S. 509—519, 1896. *S. 117.*

Mendel, G. (1869), Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde. Verh. d. naturforsch. Ver. in Brünn. Bd. **8**, S. 26—31, 1869. (Abdr. in Ostwalds Klassiker d. exakten Wiss. Nr. 121, S. 47—53). *S. 254.*

Merriman, M. L. (1913), Nuclear division in Spirogyra crassa. Bot. Gazette. Vol. **56**, S. 319—330, 2 Taf., 1913. *S. 168.*

— (1916), Nuclear division of Spirogyra. II. Spirogyra bellis. Bot. Gazette. Vol. **61**, S. 311—324, 3 Taf., 1916. *S. 168.*

Mettenius, G. (1845), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der beweglichen Spiralfasern von Chara hispida L. Botan. Zeitung. 3. Jahrg., S. 17—24, 1 Taf., 1845. *S. 44.*

Meves, F. (1907), Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. **70**, S. 414—491, 5 Taf., 1907. *S. 148, 150.*

Meves, F. und Duesberg, J. (1908), Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. **71**, S. 571—587, 2 Taf., 1908. *S. 149.*

Meyer, K. (1909), Untersuchungen über Thismia clandestina. Bulletin de la Soc. imp. des naturalistes de Moscou. S. 1—18, 2 Taf. 1909. S. *7, 324.*

Migula, W. (1897), Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamenflora. 5. Die Characeen. 2. Aufl. 1897. *S. 40—41, 53, 58, 61, 67, 94, 107—08, 117, 125, 131—133.*

Millardet, M. A. (1894), Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. d. Sciences phys. et nat. de Bordeaux. T. **4**, S. 347—372. 1894. *S. 368—69, 371—73, 387.*

— (1901)*, Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de viticulture. 1901. *S. 370.*

Mirande, R. (1913), Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du Thalle chez les Siphonales. Ann. Sc. nat. Botanique. 9. Sér., T. **18**, S. 147—264, 47 Textfig. 1913. *S. 527.*

Mitzkewitsch, L. (1898), Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora od. allg. botan. Zeitung. Bd. **85**, S. 81—124, 1 Taf., 1898. *S. 168.*

Miyake, K. (1906), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **42**, S. 83—120, 3 Taf., 1906. *S. 458.*

Möbius, M. (1896), Algen. Referate in Justs Botan. Jahresbericht. Bd. **21**, 1., S. 78, 1893. *S. 54.*

Modilewski, J. (1908), Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora. Bd. **98**, S. 423—470, 71 Textfig., 1908. *S. 120, 302.*

Molisch, H. (1909), Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena (G. Fischer) 1909. *S. 95.*

Mottier, D. M. (1910), Notes on the sex of the gametophyte of Onoclea Struthiopteris. Bot. Gazette. Vol. **50**, S. 209—213, 1910. *S. 228, 231.*

— (1912), The influence of certain environic factors on the development of Fern Prothallia. Proc. of the Indiana Acad. of Science. 1912. S. 85, Indianopolis 1913. *S. 231.*

— (1915), Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **56** (Pfeffer Festschrift), S. 65—83, 3 Fig., 1915. *S. 221.*

Mücke, M. (1908a), Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von Acorus Calamus L. Botan. Zeitung. Bd. **66**, Abt. 1, S. 1—23, 1 Taf., 6 Textfig., 1908. *S. 569—70.*

— (1908b), Zur Kenntnis der Ei-Entwicklung und Befruchtung von Achlya polyandra de Bary. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **26**a, S. 367—378, 1 Taf., 1908. *S. 183—84.*

Müller, Cl. (1912), Kernstudien an Pflanzen. I. u. II. Archiv f. Zellforschg. Bd. **8**, S. 1—51, Taf. 1—2. *S. 324, 487.*

Müller-Thurgau, H. (1898), Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwicklung der Samen. Landw. Jahrb. d. Schweiz. S. 135—205, 1898. *S. 408.*

— (1903), Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten. 8. Ber. d. Zürch. bot. Ges. S. 45—63, 1901—1903. *S. 408.*

Murbeck, Sv. (1901), Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds. Univ. Arsskrift, Bd. **36**, Afdeln. 2, No. 7, 45 S., 6 Taf., 1901. *S. 6, 23—24, 247—53, 287, 311, 321.*

— (1902), Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. Lunds. Univ. Arsskrift. Bd. **38**. Afdeln. 2, 10 S., 1 Taf., 1902. *S. 249, 438—39, 444, 451, 460—63.*

— (1904), Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. Botan. Notiser, Lund. S. 285—296, 1904. *S. 7, 438, 600.*

Nagai, J. (1915), On the influence of nutrition upon the development of sexual organs in the fern prothallia. Journ. of the Coll. of Agr. Imp. Univ. of Tokyo. Vol. **6**, No. 2, S. 121—164, 1 Taf., 7 Textfig., 1915. *S. 229.*

Nakano, H. (1910), Lebensgeschichte der Stengel-Bulbillen einiger Angiospermen. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo. Bd. **28**, Art. 4, 43 S., 3 Taf., 1910. *S. 478.*

Nathansohn, A. (1900), Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **18**, S. 99—109, 1900. *S. 15, 232.*

Naudin, M. Ch. (1863), Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Ann. d. Sc. nat. Bot. 4. Sér., T. **19**, S. 180—203, 1863. *S. 609.*

Nawaschin, S. (1912), Über den Dimorphismus der Zellkerne in den somatischen Zellen von Galtonia candicans (russisch). Bull. de l'Acad. d. Sc. de St. Petersbourg. VI. Sér., T. **6**, S. 373—385, 4 Textfig., 1912. *S. 553.*

Nemec, B. (1906), Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Bull. int. Acad. Sc. de Bohême. Classe d. Sc. math., nat. et d. l. méd. T. **11**, S. 86—89, 1906. *S. 558.*

— (1910), Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 532 S., 119 Textfig., 5 Taf., Berlin 1910. *S. 345, 356, 558—62.*

— (1912), Über die Befruchtung bei Gagea. III. Dispermatische Befruchtung und die Chromosomenzahl bei verwandten Arten und Varietäten. Bull. int. de l'Acad. d. Sc. de Bohême. Bd. **17**, S. 1—17, 19 Textfig., 1912. *S. 354—55.*

Noll, F. (1902), Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenokarpie) bei der Gurke. Sitzgsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. A. S. 149—162, 1902. *S. 406, 464.*

— (1907a), Neue Beobachtungen an Laburnum Adami Poit. (Cytisus Adami Hort). Sitz.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. Natur- u. Heilkunde. A. S. 38—54, 1907 (6. Mai). *S. 410.*

— (1907b), Versuche über die Bestimmung des Geschlechts bei diözischen Pflanzen. Sitzgsber. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens. A. S. 68—91, Jahrg. 1907, Bonn 1908. *S. 96.*

Nordstedt, O. (1865), Några iakttagelser öfver Characeernas groning. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. **3**, No. 8, 12 S., 1 Taf., 1865. *S. 92.*

Oehlkers, F. (1916), Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **34**, S. 223—227, 1 Textfig., 1916. *S. 45, 78, 93, 95, 121.*

Oltmanns, F. (1904/05), Morphologie und Biologie der Algen. I. Spezieller Teil Jena 1904. *S. 14, 42, 162, 166—67, 169, 174, 178, 516, 520.* II. Allgemeiner Teil. Jena 1905. *S. 14—15, 41—44, 109, 122, 175, 177.*

Osawa, J. (1912)*, Cytological and experimental studies in Citrus. Journ. College Agric. Imp. Univ. Tokyo. Vol. **4**, S. 83—116, 5 Taf., 1 Textfig., 1912. *S. 458.*

— (1913), Studies on the cytology of some Species of Taraxacum. Arch. f. Zellforschung. Vol. **10**, 4, S. 450—469, 2 Taf., 1913. *S. 323.*

Ostenfeld, C. H. (1906), Castration and hybridization experiments with some species of Hieracia (Experimental and cytological studies in the Hieracia I). Köbenhavn. Bot. Tidsskr. Vol. **27**, S. 225—248, 1 Taf., 1906. *S. 462.*

— (1910), Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. **3**, S. 241—285, 1 Taf., 1910. *S. 22—23, 71, 124, 253—59, 286, 394, 600.*

Ostenfeld, C. H. og Raunkiaer, C. (1903), Kastreringsforsög med Hieracium og andre Cichorieae. Botan. Tidsskr. Bd. **25**, Heft 3, S. 409—412, Köbenhavn 1903. *S. 6, 254.*

Osterwalder, A. (1910), Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landw. Jahrb. Bd. **39**, S. 917—998, 5 Taf., 1910. *S. 408.*

Overton, E. (1888), Über den Conjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **6**, S. 68—72, 1 Taf., 1888. *S. 160.*

— (1890), Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. 2. Zur Kenntnis des Baues und der späteren Entwicklung der Eiknospe und Spore bei den Characeen. Bot. Centralbl. Bd. **44**, S. 9—10 und 33—38, 1 Taf., 1890. *S. 44, 67.*

— (1891), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Festschr. f. Nägeli und Kölliker. 11 S., 1 Taf. Zürich 1891. *S. 437.*

— (1893), Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. Bd. **38**, S. 169—186, 1893. *S. 9, 324.*

Overton, J. B. (1902)*, Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Botan. Gazette. Vol. **33**, S. 363—375, 1902. *S. 6, 16, 253.*

— (1904), Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **22**, S. 274—283, 1 Taf., 1904. *S. 6, 19—21, 71, 253, 303, 309, 321, 395.*

— (1913), Artificial Parthenogenesis in Fucus. Science, N. S. Bd. **37**, S. 841—844, New York 1913. *S. 15, 27, 88—89, 173, 176.*

Pace, L. (1912), Parnassia and some allied genera. Bot. Gazette. Vol. **54**, S. 306 bis 329, 4 Taf., 1912. *S. 328.*

— (1913), Apogamy in Atamosco. Bot. Gazette. Bd. **56**, S. 376—394, 2 Taf, 1913. *S. 286, 324, 396—97.*

Pascher, A. (1916), Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **34**, S. 228—242, 5 Textfig., 1916. *S. 138, 159, 172.*

Pax, F. (1908), Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen, II. Engler und Drude, Vegetation der Erde. Bd. **10**, 321 S., 29 Textfig. und 1 Karte, 1908. (Characeen S. 121/122.) *S. 52, 54.*

Péchoutre, F. (1916), La sexualité hétérogamique des Laminaires et la reproduction chez les Algues phéosporées. Revue générale des Sciences. Sep.-Abdr. 16 S., 8 Fig., Dez. 1916. *S. 519.*

Pellew, C. and F. M. Durham (1916), The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis, and its allies. Journ. of Genetics. Vol. **5**, S. 159—182, 7 Tafeln, 1916. *S. 333—335, 398, 607.*

Petit, P. (1880), Les Spirogyra des environs de Paris. 37 S., 12 Taf., Paris (J. Lechevalier) 1880. *S. 164.*

Petrunkewitsch, A. (1901), Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zoolog. Jahrb. Abteilg. f. Anatomie und Ontogenie d. Tiere. Bd. **14**, S. 573—608, 4 Tafeln, 1 Textfig., 1901. *S. 149.*

— (1903), Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zoolog. Jahrb. Abteilg. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. **17**, S. 481—516, 3 Tafeln, 1903. *S. 149.*

Peyritsch, J. (1888), Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen. Sitzgs.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl. Bd. **97**, Abt. 1, Jahrg. 1888, S. 597—605, Wien 1889. *S. 576, 580.*

Pfeffer, W. (1897), Pflanzenphysiologie. I. Bd. Stoffwechsel. Leipzig 1897. *S. 469.*

Philibert, M. H. (1873), Observations sur l'hybridation dans les mousses. Ann. d. Sc. nat. Botanique. T. **17**, S. 225—240, 1 Taf., 1873. *S. 193—194.*

Plate, L. (1914), Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. „Kultur d. Gegenwart", III. Teil, 4. Abteilg., 4. Bd. Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie und Biogeographie. S. 92—164, Leipzig-Berlin 1914. *S. 598.*

Poll, H. (1909), Keimzellenbildung bei Mischlingen (Mischlingsstudien IV). Anat. Anzeiger. Centralbl. f. d. ges. wiss. Anatomie. Erg.-Heft 3. Bd. **34**, S. 32—57, 3 Taf. u. 5 Textfig., 1909. *S. 292.*

— (1911a), Eierstock und Ei bei fruchtbaren und unfruchtbaren Mischlingen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. **78**, S. 63—127, 4 Taf. u. 1 Textfig., 1911. *S. 292.*

— (1911b), Mischlingskunde, Ähnlichkeitsforschung und Verwandtschaftslehre. Arch. f. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie. Bd. **8**, S. 417—437, 2 Taf., 1 Textfig., 1911. *S. 292.*

Porsild, M. P. (1915), On the genus Antennaria in Greenland. Arbejder fra den danske arktiske Station paa Disko, No. 9. (Med. om Gronland. Vol. **51**, S. 265—281, 7 Textfig., 1915.) *S. 241.*

Potonié, H. (1912), Beispiele zur Frage nach pathologischen Erscheinungen mit atavistischen Momenten. Naturwiss. Wochenschrift. N. F. Bd. **11**, S. 273—277, 13 Textfig., 1912. *S. 580.*

Pringsheim, N. (1862), Über die Vorkeime der Charen. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Math.-phys. Kl. 1862 u. Gesammelte Abhandlungen 1895, Bd. **2**, S. 245—251. *S. 92.*

— (1873/74), Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen. Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. **9**, S. 191—234, 6 Taf., 1873/74. *S. 182, 188/89, 529.*

— (1876), Über vegetative Sprossung der Moosfrüchte. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 425—429, 1877. *S. 102.*

— (1878), Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **11**, S. 1—46, 2 Taf., 1878. *S. 102.*

Przibram, H. (1909), Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae), III. Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. **28**, S. 561—628, 3 Tafeln, 1909. *S. 378.*

Puymaly, A. de (1917), Sur une Siphonée d'eau douce, le Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst. Bull. de la Soc. botanique de Genève. S. 120—125, 1917. *S. 527.*

Raunkiaer, C. (1903), Kimdannelse uden Befrugtning hos Mälkebötte (Taraxacum officinale). Bot. Tidskrift. Vol. **25**, S. 109—140, Köbenhavn 1903. *S. 6, 23—24, 600.*

Reinke, J. (1878), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfes von Neapel. Verhandl. d. k. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher (Nova Acta Ac. Leop.-Carol.). Bd. **40**, S. 57—96, 4 Taf., 1878. *S. 42.*

— (1915), Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **33**, S. 324 bis 348, 1915. *S. 516—19, 525, 601.*

Reiser, R. (1910), Beiträge zur Kenntnis der Gattung Epirrhizanthes. Bull. international Ac. Sc. de Cracovie. S. 351—358, 14 Fig., 1910. *S. 324.*

Renner, O. (1913), Über die angebliche Merogonie der Oenotherabastarde. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **31**, S. 334—335, 1913. *S. 388.*
— (1914), Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora. Bd. **107**, S. 115—150, 15 Textfig., 2 Taf., 1915. *S. 338, 387—89.*
— (1916), Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralblatt. Bd. **36**, S. 337—374, 1916. *S. 46, 475.*
Rosen, F. (1911), Die Entstehung der elementaren Arten von Erophila verna. Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. Bd. **10**, S. 379—420, 12 Textfig. u. 4 Tafeln, 1911. *S. 401, 610—614.*
Rosenberg, O. (1903), Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **21**, S. 110—119, 1 Tafel, 1903. *S. 328.*
— (1904), Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **22**, S. 47—53, 1 Tafel, 1904. *S. 328.*
— (1906), Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **24**, S. 157—161, 1 Taf., 1906. *S. 147, 323.*
— (1907), Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Botanisk Tidsskrift. Vol. **28**, S. 143—170, 13 Textfig., 2 Taf., 1907. *S. 9, 22, 253—59, 302, 308, 319 323, 346, 361, 391, 462—63.*
— (1909a), Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk botanisk Tidskrift Bd. **3**, S. 64—77, 1 Taf., 1909. *S. 323.*
— (1909b), Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk bot. Tidskr. Bd. **3**, S. 150—162, 7 Fig., 1909. *S. 322, 346, 361.*
— (1909c), Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. K. Svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar. Bd. **43**, No. 11, 64 S., 4 Tafeln u. 33 Textfig., 1909. *S. 329.*
— (1912), Über die Apogamie bei Chondrilla juncea. Svensk bot. Tidskrift. Bd. **6**, S. 915—919, 11 Fig., 1912. *S. 7, 323.*
Rosenvinge, L. K. (1883), Om Spirogyra groenlandica nov. spec. og dens Parthenosporedannelse. Öfversigt af Kongl. Vet. Akad. Förhandlingar. Bd. **14**, S. 37—43, 1 Taf., 1883. *S. 162.*
Ross, H. (1905), Contribuzioni alla conoscenza della flora sicula, I. Characeae. Bull. Soc. bot. italiana. S. 254—258, 1905. *S. 56, 59, 115.*
Roth, F. (1906), Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex. Verhandl. d. naturhist. Vereins d. pr. Rheinlande und Westfalens. Bd. **63**, S. 327 bis 360, 1 Tafel, Bonn 1906. *S. 321.*
Rümker K. v. und Tschermak, E. v. (1910), Landwirtschaftliche Studien in Nordamerika mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenzüchtung. 151 S., Berlin 1910. *S. 28.*
Sagot, P. (1886), Bananier Féhi, sa forme asperme et sa forme séminifère. Bull. Soc. bot. de France. T. **33**, S. 317—326, 1886. *S. 413.*
Saito, K. und Naganishi, H. (1915), Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten. The Bot. Magazine. Bd. **29**, S. 149—154, 1 Taf., 1915. *S. 187—88.*
Sakamura, T. (1916), Über die Beeinflussung der Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen. The botan. Magazine. Bd. **30**, S. 375—399, 1 Taf., 4 Textfig., 1916. *S. 563—64.*
Sargant, E. (1896), The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Botany. Vol. **10**, S. 445—477, 1896. II. Spermatogenesis. Ann. of Botany. Vol. **11**, S. 187—224, 1897. *S. 304.*
Sauvageau, C. (1908a), Sur la stérilité et l'apogamie d'un Fucus vasicole et aérien. Compt. r. Soc. de Biologie. T. **65**, S. 164—165, 1908. *S. 177.*
— (1908b), Sur la germination parthénogénétique du Cutleria adspersa. C. r. Soc. de Biologie. S. 699—700, 1908. *S. 14.*
— (1908c), Nouvelles observations sur la germination parthénogénétique du Cutleria adspersa. C. r. Soc. de Biologie. T. **65**, S. 166—167, 1908. *S. 14.*
— (1909), Sur l'hybride des Fucus vesiculosus et F. serratus. C. r. Soc. de Biologie. T. **67**, S. 832—833, 1909. *S. 179.*

Sauvageau, C. (1915), Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (Saccorhiza bulbosa). Compt. Rend. Ac. Sc. T. **161**, 4 S., Paris 1915. *S. 519.*
— (1916a), Sur les gamétophytes de deux Laminaires (L. flexicaulis et L. saccharina). C. R. Ac. Sc. T. **162**, S. 601—604, 1 Textfig., Paris 1916. *S. 519.*
— (1916b), Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (Alaria esculenta). Compt. Rend. Ac. Sc. T. **162**, Paris 1916. *S. 519.*
Schacht, H. (1858), Über Pflanzen-Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **1**, S. 193—232, 5 Taf., 1858. *S. 442.*
— (1859), Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Bd. **2**, Berlin 1859. *S. 442, 453, 487—89.*
— (1860), Über den Bau einiger Pollenkörner. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **2**, S. 109 bis 168, 5 Taf., 1860. *S. 489.*
Schadowsky, A. (1911), Beiträge zur Embryologie der Gattung Epirrhizanthes. Bl. Biolog. Zeitschr. Bd. II, Heft 1, S. 29—55 (Deutsches Resumé S. 51—55), 2 Taf., Moskau 1911. *S. 322, 324.*
Schaffner, J. H. (1909), The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica. Bot. Gazette. Vol. **47**, S. 198—214, 3 Taf. *S. 324.*
Schenck, H. (1908), Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Englers Botan. Jahrbücher. Bd. **42**, S. 1—37, 25 Textfig., 1908. *S. 44.*
Schinz, H. und Keller, R. (1914), Flora der Schweiz. II. Teil, Kritische Flora, 3. Aufl. Zürich 1914. *S. 226, 496.*
Schmitz, F. (1879), Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Verhandl. d. naturhist. Vereins d. pr. Rheinlande u. Westfalens. Bd. **36**, S. 345 bis 376, 1879. *S. 43, 160.*
Schneider, H. (1915), Über einen Fall von partiellem Geschlechtswechsel bei Mercurialis annua ♀. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. Bd. **25**, S. 129—134, 1915. *S. 578.*
Schottländer, P. (1893), Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen. Bd. **6**, S. 267—304, 2 Taf., 1893. *S. 44, 77.*
Schröter, C. (1908), Das Pflanzenleben der Alpen. 806 S., 274 Textfig., 5 Taf. u. 4 Tab., Zürich (A. Raustein) 1908. *S. 501—06.*
Schröter, C. und Stebler, F. G. (1889), Die besten Futterpflanzen. III. Die alpinen Futterpflanzen. Bern. 1889. *S. 502.*
Schultz, M. (1914), Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 77 S., 8°, 1 K., 1914. *S. 58.*
Schulz, O. E. (1903), Monographie der Gattung Cardamine. Botan. Jahrb. f. System., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. Bd. **32**, S. 280—623, 4 Taf., 1903 *S. 191—197.*
Schuster, J. (1910), Über die Morphologie der Grasblüte. Flora. Bd. **100**, S. 213—266, 4 Taf. u. 35 Textfig., 1910. *S. 500, 504—05.*
Seefeldner, G. (1912), Die Polyembryonie bei Cynanchum vincetoxicum (L.) Pers. Sitzungsber. d. math. nat. Kl. Bd. **121**, Abt. 1, S. 273—296, 4 Taf. u. 8 Textfig., 1912. *S. 437.*
Servettaz, C. (1913), Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. Ann. d. Sc. nat. 9. Sér. T. **17**, S. 111—224, 4 Taf., 1913. *S. 196.*
Shearer, C., Morgan, W. and Fuchs, H. M. (1913), On the experimental hybridization of Echinoids. Phil. Transactions of the roy. Soc. of London. Ser. B. Vol. 204 S. 255—362, 7 Taf., 1914. *S. 379.*
Shibata, K. und Miyake, K. (1908), Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. The bot. Magazine. Bd. **22**, No. 261, S. 141—144, 1 Taf., 1908. *S. 7, 147, 321.*
Siebold, C. Th. E. v. (1856), Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig (W. Engelmann) 1856. *S. 4, 151.*
Sirks, M. J. (1915), La nature de la Pélorie. Arch. Néerlandaises des Sc. exactes et naturelles. Sér. III. B. T. **2**, S. 239—283. 3 Textfig. *S. 539.*
— (1917), Stérilité, Auto-Inconceptibilité et Différenciation sexuelle physiologique. Archives Néerl. d. Sc. exactes et naturelles. Sér. B. **3**, S. 205—235, 1917. *S. 281.*

Sluiter, C. P. (1910), Beiträge zur Kenntnis von Chara contraria A. Br. und Ch. dissoluta A. Br. Bot. Zeitg. Heft 7/9, 44 S., 5 Doppeltaf. u. 21 Textfig., Diss. Zürich 1910. *S. 113.*

Solms-Laubach, H. Graf zu (1888), Kurze Notiz zu de Barys Species der Saprolegnieen. Bot. Zeitg. S. 648 Anmerkg., 1888. *S. 165.*

— (1907), Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botan. Zeitung. Bd. **65**, I. Abt., S. 45—76, 1907. *S. 371—72, 389.*

Sonder, Chr. (1891), Die Characeen der Provinz Schleswig-Holstein und Lauenburg. 66 S., Diss. Kiel 1890. Ref. Bot. Centralbl. Beih., S. 10—13, 1891. *S. 50.*

Stahl, E. (1876), Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. Botan. Zeitung. Bd. **34**, S. 689—695, 1876. *S. 102.*

Standfuss, M. (1905), Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges. 88. Jahresversammlung 1905. S. 263—286, Luzern 1906. *S. 293.*

Steil, W. N. (1911), Apogamy in Pellaea atropurpurea. Bot. Gazette. Vol. **52**, S. 400—401, 1911. *S. 222.*

— (1915a), Some new cases of apogamy in Ferns. Science. Vol. **41**, S. 293—294, 1915. *S. 214, 218.*

— (1915b), Apogamy in Nephrodium hertipes. Bot. Gazette. Vol. **59**, S. 254—255. 1915. *S. 214—15, 218.*

Stevens, N. M. (1905), A study of the germ cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. The Journal of experimental Zoology. Vol. **2**, S. 313—333, 4 Taf., Philadelphia 1905. *S. 152.*

Stomps, Th. J. (1910), Kerndeeling en synapsis bij Spinacia oleracea L. 162 S., 3 Taf., Diss. Amsterdam 1910. *S. 19.*

— (1912a), Die Entstehung von Oenothera gigas de Vries. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **30**, S. 406—416, 1912. *S. 338, 350, 353.*

— (1912b), Mutation bei Oenothera biennis L. Biol. Centralblatt. Bd. **32**, S. 521 bis 535, 1 Taf. u. 1 Textfig., 1912. *S. 350.*

— (1916), Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biolog. Centralbl. Bd. **36**, S. 129—160, 1916. *S. 338, 350.*

Strasburger, Ed. (1877), Über Befruchtung und Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Medizin u. Naturwiss. Bd. **11**, S. 435—536, 9 Taf., 1877. *S. 434, 440, 446.*

— (1878a), Über Befruchtung und Zellteilung. 108 S., 9 Taf., Jena 1878. *S. 5, 434* bis *435, 440, 443, 453—54.*

— (1878b), Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. **12**, S. 647—670, 5 Taf., 1878. *S. 5, 440—41, 443—44, 465.*

— (1880), Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 392 S., 14 Taf., 1880. *S. 43.*

— (1894a), Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biolog. Centralblatt. Bd. **14**, S. 817—838 u. 849—866, 1894. *S. 9, 374.*

— (1894b), The periodic reduction of the number of the Chromosomes in the life-history of living Organisms. Ann. of Botany. Vol. **8**, S. 281—316, 1894. *S. 9, 374.*

— (1897a), Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **30**, S. 351—374, 2 Taf., 1897. *S. 174.*

— (1897b), Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. **30**, S. 374—405, 1897. *S. 43.*

— (1897c), Über Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **30**, S. 406—422, 1897. *S. 45.*

— (1900), Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histolog. Beiträge. Heft VI, 224 S., 4 Taf., Jena 1900. *S. 457.*

— (1905), Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **41**, S. 88—164, 4 Taf., 1905. *S. 6, 20—21, 24—25, 247—53, 287, 290, 301, 313, 321—22, 346.*

— (1906), Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **42**, S. 1—71, 1 Taf., 1906. *S. 458.*

— (1907a), Apogamie bei Marsilia. Flora oder allgem. bot. Zeitung. Bd. **97**, S. 123 bis 191, 8 Taf., 1907. *S. 10, 19, 25, 76, 224, 233—34, 259, 312.*

— (1908), Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner Festschrift. S. 24—47, 1 Taf., Wien 1908. *S. 43, 45, 47, 49, 77, 121.*

Strasburger, Ed. (1909a), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beiträge. Bd. **7**, 124 S., 3 Taf., Jena 1909. *S. 7, 10, 97, 101, 120, 147, 303, 322, 345, 371, 389—90.*

— (1909b), Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik. Bd. **1**, S. 507—524, 1909. *S. 97.*

— (1910a), Die Chromosomenzahlen der Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. 3ième Suppl. Bd. **1**, S. 13—18, 3 Textfig., 1910. *S. 322.*

— (1910b), Chromosomenzahl. Flora. Bd. **100**, S. 398—446, 1 Taf., 1910. *S. 25* bis *26, 147, 319, 321—22, 343—44, 347, 352, 355, 361—62.*

— (1910c), Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **47**, S. 245—288, 4 Taf., 1910. *S. 97, 120, 302, 305, 307, 321, 439, 578—79.*

— (1910d), Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **48**, S. 427—520, 2 Taf., 1910. *S. 7, 91, 120, 122, 570.*

Strasburger, Ed. und Körnicke, M. (1913), Das botanische Praktikum. 5. Aufl. Jena 1913. *S. 435.*

Strasburger, Ed., Noll, F., Schenck, H. und A. F. W. Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 12. Aufl. Jena 1913. *S. 30.*

Sturm, K. (1910), Lilium bulbiferum L. und Lilium croceum Chaix. Mitteilg. a. d. botan. Museum d. Univ. Zürich, 48. Vierteljahrsschr. d. nat. Ges. in Zürich. Bd. **55**, S. 1—13, 1910. *S. 481.*

Svedelius, N. (1915), Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über Scinaia furcellata. Nova Acta r. Soc. Sc. Upsaliensis. 4. Sér. Bd. **4**, Nr. 4, S. 1—55, 32 Textfig., 1915. *S. 46.*

Sykes, M. G. (1908a), Nuclear division in Funkia. Archiv f. Zellforschg. Bd. **1**, S. 380—398, 2 Taf., 1 Textfig., 1908. *S. 458.*

— (1908b), Note on the number of the somatic chromosomes in Funkia. l. c. S. 525 bis 527, 1 Taf. *S. 458.*

Tahara, M. (1910), On the number of chromosomes of Crepis japonica. The bot. Magazine. Vol. **24**, S. (1)—(5), 1910. Japanisch. *S. 323.*

— (1915a), Parthenogenesis in Erigeron annuus Pers. The bot. Magazine. Vol. **29**, S. (245)—(254), Tokyo 1915. *S. 323.*

— (1915b), Cytological studies on Chrysanthemum. The bot. Magazine. Vol. **29**, S. 48—50, 1 Taf., Tokyo 1915. *S. 357.*

Thellung, A. (1915), Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen. Schweiz. päd. Zeitschrift. Bd **25**, Nr 2, S. 66—91, 1915. *S. 570.*

Thuret, G. (1850), Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. I. Ann. d. Sc. nat. Bot. 3. Sér. T. **14**, S. 214—260, 16 Taf., 1850. *S. 42.*

— (1851), Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. II. Ann. d. Sc. nat. Bot. 3. Sér. T. **16**, S. 1—39, 15 Taf., 1851. *S. 42.*

— (1854), Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies d'observations sur les anthéridies des Algues. Ann. d. Sc. nat. Bot. Sér. 4. T. **2**, S. 197—214, 4 Taf., 1854. *S. 173, 177.*

Tischler, G. (1903), Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. **15**, S. 408—420, 1 Taf., 1903. *S. 299.*

— (1906), Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **42**, S. 545—578, 1 Taf., 1906. *S. 295, 299, 327.*

— (1907), Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **25**, S. 376—383, 1907. *S. 21, 282—84, 290, 294—97, 327.*

— (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforschung. Bd. **1**, S. 33—151, 120 Textfig., 1908. *S. 282—84, 291, 294—97, 299, 327, 331, 568.*

— (1910), Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens. I. Arch. f. Zellforschung. Bd. **5**, S. 622—670, 4 Textfig., 2 Taf., 1910. *S. 344, 411, 412, 415, 421.*

— (1912a), Untersuchungen über die Beeinflussung der Euphorbia cyparissias durch Uromyces Pisi. Flora. Bd. **104**, S. 1—64, 26 Textfig., 1912. *S. 575.*

Tischler, G. (1912b), Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **52**, S. 1—84, 30 Textfig., 2 Taf., 1913. *S. 407, 409, 411, 418, 424—25, 427, 465—68, 595.*

— (1914), Referat über: d'Angremond, A., Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Zeitschr. f. Botanik. Bd. **6**, S. 870—872, 1914. *S. 420, 423.*

— (1915), Chromosomenzahl, -Form und -Individualität. Progressus rei botanicae. Bd. **5**, S. 164—284, 1916. *S. 19, 78, 123, 168, 197, 199, 208, 304, 320—21, 327, 331, 337, 362, 458, 487, 510, 560, 564.*

Tornabene, F. (1887), Flora Sicula, Catinae. 18. Juli 1887. *S. 57.*

Tretjakow, S. (1895), Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum L. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **13**, S. 13—17, 1 Taf., 1895. *S. 438, 444—45.*

Treub, M. (1883), L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg. T. **3**, S. 122—128, 1 Taf., 1883. *S. 410.*

— (1898), L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. T. **15**, S. 1—25, 1898. *S. 7, 307.*

— (1902), L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Sér. 2. T. **3**, S. 124—177, 1902. *S. 6.*

— (1906), L'apogamie de l'Elatostema acuminatum Brongn. Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg. T. **20**, (2me Série, Vol. 5), S. 141—152, 8 Taf., 1906. *S. 300, 305, 307, 437.*

Tröndle, A. (1907), Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Botan. Zeitung. Bd. **65**, S. 187—216, 13 Textfig., 1 Taf., 1907. *S. 160.*

— (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. für Botanik. Bd. **3**, S. 593—619, 20 Textfig., 1 Taf., 1911. *S. 160—61, 168.*

Trow, A. H. (1904), On fertilization in the Saprolegnieae. Ann. of Botany. Vol. **18**, S. 541—569, 3 Taf., 1904. *S. 182—83.*

Tschernoyarow, M. (1914), Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von Najas major. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **32**, S. 411—416, 1 Taf., 1914. *S. 554.*

Ubisch, G. v. (1913), Sterile Mooskulturen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **31**, S. 543—552, 10 Textfig., 1913. *S. 196.*

Virieux, M. J. (1910), Note sur le Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst. Bull. Soc. d'Histoire naturelle du Doubs. No. **19**, S. 1—8, 1910. *S. 527.*

Vöchting, H. (1898), Über Blüten-Anomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **31**, S. 391—500. 6 Taf., 1 Textfig., 1898. *S. 539, 580, 583.*

Vollmann, F. (1909), Die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung von Arten und Formen in der Gattung Hieracium. Ber. der bayr. botan. Gesellsch. Bd. **12**, S. *29—37*, 1909.

Vries, H. de (1901—1903), Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. I. Die Entstehung der Arten durch Mutation. Leipzig 1901. *S. 338—39, 538.* II. Elementare Bastardlehre. Leipzig 1903. *S. 24, 273, 366, 373, 375, 598, 603, 611.*

— (1903), Befruchtung und Bastardierung. 62 S., Leipzig 1903. *S. 276—78.*

— (1908), Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **26a**, S. 754 bis 762, 1908. *S. 347.*

— (1911), Über doppeltreziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L. Biolog. Centralblatt. Bd. **31**, S. 97—104, 1911. *S. 387.*

— (1913), Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. 365 S., 121 Textfig., 22 farb. Taf., Berlin 1913. *S. 339, 350, 611.*

— (1915a), The coefficient of mutation in Oenothera biennis L. Bot. Gazette. Vol. **59**, S. 169—196, 1915. *S. 350—51.*

— (1915b), Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. Biol. Centralbl. Bd. **35**, S. 161—176, 1915. *S. 95.*

Vuillemin, P. (1904), Le Spinellus chalybeus (Dozy et Molkenboer) Vuillemin et la Série des Spinellées. Annales mycologici. T. **2**, S. 61—69, 1 Taf., 1904. *S. 190.*

Vuillemin, P., (1905), Le Spinellus macrocarpus et ses relations probables avec le Spinellus chalybeus. Annales mycologici. T. **3**, S. 155—159, 3 Textfig., 1905. *S. 190.*

— (1908), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei bot. T. **2**, S. 1—170, 1908. *S. 189, 191, 527.*

Wakker, J. H. (1896), Die generative Vermehrung des Zuckerrohrs. Botan. Centralbl. Bd. **65**, S. 37—42, 1896. *S. 426.*

Warming, Eug. (1875), Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. 1. Dentaria bulbifera L. Botanisk Tidsskrift. 3. Sér. Bd. **1**, S. 84—90, 1875. *S. 491.*

Weber van Bosse, A. (1898), Monographie des Caulerpes. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Bd. **15**, S. 243—401, 15 Taf., 1898. *S. 517—18, 520—25.*

Wesenberg-Lund, C. (1912), Über einige eigentümliche Temperaturverhältnisse in der Litoralregion der baltischen Seen und deren Bedeutung, nebst einem Anhang über die geographische Verbreitung der zwei Geschlechter von Stratiotes aloides. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. und Hydrogr. S. 287—316, 4 Textfig., 1912. *S. 571—72.*

West, W. and West, G. S. (1898), Observations on the Conjugatae. Ann. of Botany. Vol. **12**, S. 29—58, 2 Taf., 1898. *S. 162, 166, 169—170.*

Wettstein, R. (1908), Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschrift. S. 368—378, Wien 1908. *S. 274, 372, 603—04.*

— (1911), Handbuch der systematischen Botanik. II. Auflage. Leipzig und Wien 1911. *S. 597.*

Wichler, G. (1913), Untersuchungen über den Bastard Dianthus Armeria × D. deltoides nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen in der Gattung Dianthus. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. **10**, S. 177 bis 232, 2 Taf., 41 Textfig., 1913. *S. 610, 614.*

Wilczek, A. (1913), Beiträge zu einer Algenflora der Umgebung von Greifswald. Mitt. naturwiss. Vereins Neupommern und Rügen in Greifswald. Bd. **44**. S. 25—100. 1912. *S. 58.*

Wille, N. (1886), Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Vid. Selsk. Forhandl. No. 5, 71 S., 3 Taf., Christiania 1886. *S. 423, 567, 569.*

Williams, J. Ll. (1899), New Fucus Hybrids. Ann. of Botany. Vol. **13**, S. 187 bis 188, 1899. *S. 178.*

Winkler, A. (1893), Bemerkungen über die Keimpflanze der Dentaria bulbifera L. Verh. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. Bd. **35**, S. 42/43, 1893. *S. 491.*

Winkler, H. (1901), Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. **36**, S. 753—775, 3 Textfig., 1901. *S. 27, 88, 176, 386.*

— (1904), Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.). C. A. Mey. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. **22**, S. 573—580, 1904. *S. 7.*

— (1906), Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.). C. A. Mey. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Sér. 2. Vol. **5**, S. 208—276, 4 Taf., 1906. *S. 7, 19, 21, 289—90, 300, 312, 322.*

— (1908), Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae. Bd. **2**, S. 293—454, 1908. *S. 7, 10, 19—22, 26, 32, 45, 47, 142, 145, 159, 181—82, 199, 212, 241—42, 253, 291, 375, 407, 454, 465, 476.*

— (1911), Referat über: Tischler, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens. I. Zeitschr. für Botanik. Bd. **3**, S. 175—178, 1911. *S. 413.*

— (1912), Untersuchungen über Pfropfbastarde I. 186 S., 2 Textfig., Jena 1912. *S. 594.*

— (1913), Apogamie und Parthenogenesis. Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. **4**, S. 265—276, 1913. *S. 7, 19, 47, 56, 463.*

— (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. für Botanik. Bd. **8**, S. 417—531, 17 Textfig., 3 Taf., 1916. *S. 19, 73, 422, 515—53, 564.*

Wirz, H. (1910), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sciaphila spec. und von Epirrhizanthes elongata Bl. Flora. Bd. **101**, S. 395—446, 1 Taf., 22 Textfig., 1910. *S. 7, 322, 324.*

Wisselingh, C. van (1900), Über Kernteilung bei Spirogyra. (3. Beitrag zur Kenntnis d. Karyokinese.) Flora. Bd. **87**, S. 355—377, 1 Taf., Jahrg. 1900. *S. 168.*

Witt, A. (1906), Beiträge zur Kenntnis von Chara ceratophylla Wallr. und Chara crinita Wallr. Diss. Zürich. 43 S., 15 Textfig., 1 Taf., 1906. *S. 50.*

Wittrock, V. B. (1878), On the spore-formation of the Mesocarpeae and especially of the new genus Gonatonema. Bihg. t. K. Svenska Vet. Acad. Handlingar, Stockholm. Vol. **5**, 18 S., 1 Taf., 1878. *S. 166—67.*

Wolle, Fr. (1887), Fresh-water Algae of the U. S. A. Bethlehem 1887. *S. 169* bis *170.*

Woronin, H. W. (1908), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora. Vol. **98**, S. 101—162, 72 Textfig., 1908. *S. 205—06, 222—23.*

Worsley, A. (1906)*, Hybrids among the Amaryllideae and Cactaceae, with some notes on variation in the Gesneraceae and the genus Senecio. Rep. 3 int. Conf. on Genetics. S. 405—414, London 1906. *S. 373.*

Woycicki, M. Z. (1906), Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei Larix dahurica. Bull. int. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Cl. d. Sc. math. et nat. S. 506—553, 3 Taf., 1906. *S. 558.*

Wünsche, O. und Abromeit, J. (1916), Die Pflanzen Deutschlands. II. Die höheren Pflanzen. Leipzig-Berlin 1916, 10. Aufl. *S. 496.*

Yamanouchi, S. (1907), Apogamy in Nephrodium. (Preliminary note.) Bot. Gazette. Vol. **44**, S. 142—146, 1907. *S. 219.*

— (1908a), Sporogenesis in Nephrodium. Bot. Gazette. Vol. **45**, S. 1—30, 4 Taf., 1908. *S. 216—19.*

— (1908b), Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium. Bot. Gazette. Vol. **45**, S. 145—175, 3 Taf., 1908. *S. 216—19.*

— (1908c), Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette. Vol. **45**, S. 289—318, 3 Textfig., 2 Taf., 1908. *S. 200, 202, 217—22.*

— (1909), Mitosis in Fucus. Bot. Gazette. Vol. **47**, S. 173—197, 4 Taf., 1909. *S. 174—75.*

York, H. H. (1913), The origin and development of the embryosac and embryo of Dendrophthora opuntioides and D. gracile. Bot. Gazette. Vol. **56**, S. 200 bis 216, 1 Taf., 1913. *S. 438.*

Zoja, R. (1896), Sulla independenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anatom. Anzeiger. Bd. **11**, S. 289—293, 3 Textfig., 1896. *S. 327.*

Zukal, H. (1879), Ein Fall von Parthenogenesis bei einem Conjugaten (Spirogyra spec.). Österreich. botan. Zeitschr. Bd. **29**, S. 294—295, 1879. *S. 162.*

## Nachtrag.

Nach Abschluß des Manuskriptes und während des Druckes sind eine größere Anzahl von Arbeiten erschienen, die weiteres Material zur Lösung der in dieser Studie behandelten Fragen bringen. Nur ein Teil derselben konnte noch durch kürzere Änderungen und Ergänzungen im Texte oder in Fußnoten berücksichtigt werden. Die Titel der anderen sind nun, wie auch diejenigen einiger älterer Arbeiten, die mir erst nachträglich bekannt geworden sind, in diesem Nachtrag zum Literaturverzeichnis zusammengestellt.

Agar, W. E. (1914), Experiments on inheritance in parthenogenesis. Phil. Transactions R. Soc. of London. B. Vol. 205, S. 421—489, 1914.

Almquist, E. (1917), Linnés Vererbungsforschungen. Botan. Jahrbücher f. Systematik usw. Bd. 55, S. 1—18, 1917.

Böös, G. (1917), Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla, nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Afd. 2., Bd. 13, No. 4, S. 1—37, 17 Textfig., 1917.

Bornmüller, J. (1916), Über Bastardformen von Dentaria digitata × pinnata (D. digenea Gremli). Mitt. Thüring. bot. Vereins. N. F. Bd. 33, S. 69—70, Weimar 1916. Referat: Botan. Centralblatt. Bd. 135, S. 310, 1917.

Cole, R. D. (1917), Imperfection of Pollen and mutability in the genus Rosa. Bot. Gazette. Vol. 63, S. 110—123, 3 Taf., 1917.

Collins, G. N. and Kempton, J. H. (1916), Patrogenesis. Journ. of Heredity. Vol. 7, S. 106—118, 8 Textfig., 1916.
Correns, C. (1916), Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. S. 448—477, Berlin 1916.
— (1916), Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biolog. Zentralblatt. Bd. 36, S. 12—24, 1916.
Cunningham, B. (1917), Sexuality of filament of Spirogyra. Bot. Gazette. Vol. 63, S. 486—500, 3 Taf., 1917.
Duthie, A. V. (1915), Note on apparent apogamy in Pterygodium Newdigatae (Orchidaceae). Roy. Soc. S. Africa Meeting of 16th. June, 1915. Referat: Botan. Centralblatt. Bd. 129, S. 370, 1915.
Forsaith, C. C. (1916), Pollen sterility in relation to the geographical distribution of some Onagraceae. Botan. Gazette. Vol. 62, S. 466—487, 3 Taf., 1 Textfig., 1916.
Fruwirth, C. (1914), Parthenogenesis bei Tabak. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung. Bd. 2, S. 95—97, 1 Textfig., 1914.
Gagnepain, F. (1913), Le pollen des plantes cultivées. Bull. Soc. bot. de France. Vol. 60 (4. Sér., T. 13), S. 224—231, 1913.
Gates, R. R. (1909, Apogamy in Oenothera. Science. N. S. Vol. 30, S. 691—694, 1909.
— (1914), On the apparent absence of apogamy in Oenothera. Science. N. S. Vol. 39, S. 37—38, 1914.
— (1915), Heredity and mutations as cell phenomena. Amer. Journ. Bot. Vol. 2, S. 519—528, 1915.
Goodspeed, T. H. (1915), Parthenocarpy and Parthenogenesis in Nicotiana. Proc. nation. Acad. Sc. Vol. 1, S. 341—346, 1915.
Hagedoorn, A. C. and A. L. (1914), Another hypothesis to account for Dr. Swingle's experiments with Citrus. The American Naturalist. Vol. 48, S. 446 bis 448, 1914.
— (1917), Parthenogenese bij hoogere planten. Teysmannia. Vol. 27, S. 643—656, 1 Taf., 1917.
Hartmann, M. (1914), Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. D. Zool. Ges. 24. Jahresversammlg. in Freiburg i. Br. 1914. S. 15—50, Berlin 1914.
Hoar, C. S. (1916), Sterility as the result of hybridization and the condition of Pollen in Rubus. Botan. Gazette. Vol. 62, S. 370—388, 3 Taf., 1916.
Hy, F. (1914), Les Characées de France. Note additionelle. Bull. de la Soc. bot. de France. T. 61, S. 235—241.
Janet, Ch. (1912), Le sporophyte et le gamétophyte du végétal; le soma et le germen de l'insecte. Limoges 1912.
— (1913), Sur l'origine parthénogénétique du gamétophyte. Limoges 1913.
Ikeno, S. (1916), Notes sur les résultats de l'hybridization artificielle de quelques espèces du genre Salix. The Bot. Mag. Vol. 30, S. 316—320, Tokyo 1916.
Kylin, H. (1918), Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Svensk Botanisk Tidskritt. Bd. 12, H. 1, S. 1—64, 30 Textfig., 1918.
Lundegårdh, H. (1914), Zur Mechanik der Zellteilung. Svensk Bot. Tidskritf. Bd. 8, S. 161—180, 18 Textfig., 1914.
Lutz, A. M. (1916), Oenothera mutants with diminutive chromosomes. Amer. Journ. Bot. Vol. 3, S. 502—526, 1916.
— (1917), Fifteen- and sixteen-chromosome Oenothera mutants. Ebenda. Vol. 4, S. 53—111, 1917.
— (1917), Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in Oenothera mutants and hybrids. The American Naturalist. Vol. 51, S. 375—377, 1917.
Murbeck, S v. (1915), Zur Morphologie und Systematik der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Afd. 2, Bd. 11, No. 8, S. 1—17, 4 Textfig., 1915.
Nicolas, G. (1915), L'Urtica pilulifera L. n'est pas une espèce parthénogénétique. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. Vol. 7, S. 78—79, 1915.
Popenoe, P. (1914), Origin of the Banana. Journ. of Heredity. Vol. 5, S. 273—208, 1914.

Popoff, M. (1916), Künstliche Parthenogenese und Zellstimulantien. Biolog. Centralblatt. Bd. **36**, S. 175—191, 1 Textfig., 1916.
Rosenberg, O. (1917), Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk Botanisk Tidskrift. Vol. **11**, S. 145—206, 26 Fig., 1917.
Schkorbatow, L. (1912), Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an Taraxacum officinale. Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. T. **45**, S. 15—55, 4 Taf., 1912.
Shull, G. H. (1914), Sex-limited inheritance in Lychnis dioica L. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. **12**, S. 265—302, 5 Textfig., 1914.
Sierp, H. (1915), Die Sexualität der Pilze. Naturwissenschaften. 3. Jahrg., S. 82—86, 1915.
Sirks, M. J. (1915), Waren die Salix-Hybriden Wichuras wirklich konstant? Zeitschrift f. ind. Abstamm. u. Vererbungslehre. Bd. **15**, S. 164—166, 1916.
Steil, W. N. (1915), Apogamy in Nephrodium hertipes. The Botan. Gazette. Vol. **59**, S. 254—255, 1915.
Weir, J. R. (1914), The polyembryony of Razoumofskya species. Phytopathology. Vol. **4**, S. 385—386.
Wellington, R. (1913), Natural and artificial parthenogenesis in the genus Nicotiana. The American Naturalist. Vol. **47**, S. 279—306, 1913.
Wilson, M. (1915), Sex determination in Mnium hornum. Ann. of Botany. Vol. **29**, S. 433—440, 1 Taf., 1915.
Winge, O. (1917), Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. 143 S., 1 Taf., 46 Fig., Kjöbenhavn 1917.
— (1917), The chromosomes, their numbers and general importance. Comptes-Rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg. Vol. **13**, S. 131—275, 1 Taf., 46 Textfig., 1917.
Wuist, E. D. (1913), Sex and development of the gametophyte of Onoclea Struthiopteris. Physiolog. Res. Vol. **1**, S. 93—132, Fig. 1—15. 1913.
— (1917), Apogamy in Phegopteris polypodioides Fée, Osmunda cinnamomea L. and O. Claytoniana L. Botan. Gazette. Vol. **64**, S. 435—437, 1917.

# Namen- und Sachregister.

Ein * nach einer Seitenzahl verweist auf eine Abbildung, fettgedruckte Ziffern geben die erste Seite von Abschnitten an, in welchen der betreffende Gegenstand eingehend behandelt ist.


*Absidia*, Heterothallie 186.
*Abutilon striatum* × *arboreum*, Verkümmerung der Bastardkeime 276.
*Acetabularia*, Polyspermie 522.
*Achlya de Baryana*, Befruchtungsvorgang 182*, 183.
— *polyandra*, Befruchtung 183.
— —, Chromosomenzahl 184.
— —, Oogonium mit Befruchtungsschläuchen 184*.
— —, Unterdrückung der Antheridiumbildung 529*.
*Achlya polyandra* × *racemosa* 188, 189*.
*Aconitum*, Chromosomenzahl 321.
— *Napellus*, Synergidenembryonen 437.
*Acorus Calamus*, Sterilität **569**, 571, 587.
—, Ursache d. Entwicklungshemmung 570.
— *gramineus* 570.
*Adiantum*, Bastarde 226.
— *cuneatum*, Chromosomenzahl 217.
*Adoxa* 344.
— *moschatellina*, unechte Polyembryonie 437.
Afterbefruchtung 370.
*Agave* 324, 477, **483**, 510.
—, Anomalien d. Pollenbildung 423.
—, Brutkörperbildung und Fruktifikation 484, 485, 531.
—, Cytologie 487.
—, hybrider Ursprung 493.
—, Kreuzung 487, 531.
— *americana* 484.
— —, Bulbillenbildung 484.
— —, Chromosomenzahl 487.
— *angustifolia* 484.
— *attenuata*, Pollenbildung 489.
— *Bergeri* 484.
— *calodonta*, Selbststerilität 485.
— *Cantala* 484.
— *Cocui* 484.
— *Franceschiana* 484.
— *Ghiesbrechtii*, Bulbillenbildung 484.
*Agave littaeoides*, Selbststerilität 485.
— *marmorata*, Bulbillenbildung nach Frostschaden 484.
— *miradorensis* 484.
— *Salmiana*, geleg. Bulbillenbildung 484.
— *Sect. Rigidae*, oblig. Viviparie 484.
— — *Roezlia* 484.
— *virginica*, Chromosomenzahl 324, 487.
— *vivipara* 484.
— *Watsoni*, Selbststerilität 485.
— *Willdingii*, Bulbillenbildung nach Frostschaden 484.
*Aira caespitosa*, Fruchtbildung und Viviparie 500.
— *alpina* 500.
*Alaria esculenta*, Generationswechsel mit oogamer Fortpflanzung 519.
*Alchemilla* 6, 17, 21, 233, **247**, 259, 261, 270, 293, 494.
—, Amphimixis und Apomixis 17, 285.
—, Apogamie 6, 247, 250, 252, 401.
—, Aposporie 308.
—, Archespor 248.
—, Chromosomenzahlen 250, **321**.
—, Embryobildung 311.
—, Embryosackentwicklung 301, 303.
—, Fortpflanzung der Bastarde 250.
—, Formenkonstanz 23, 247.
—, hybrider Ursprung der apogamen Formen 252, 601.
—, Kernphasenwechsel 248.
—, Nucellarembryonie 444, 452.
—, Pollen 248, 290.
—, Pollenbildung **286**.
—, Polyembryonie 249*, 439.
—, Polymorphismus, Kollektivspezies 23. 240, 247.
— *acutangula* 461*, 463.
— *alpina*, Polymorphismus 23.
— —, Anomalien der Pollenbildung 287.
— —, Synergidenembryonen 438.
— *alpestris*, Entwicklung des Pollens 287.
— *arvensis*, Chromosomenzahl 321, 345.

*Alchemilla arvensis*, Pollenentwicklung 248, 271, 287.
— —, Kernteilungen 346*.
— *gelida*, sexuelle Fortpflanzung 250, 271.
— —, apogame Bastarde 252.
— —, Chromosomenzahl 321.
— *gemmia*, Apogamie u. hybr. Ursprung 251, 271.
— *glacialis*, sexuelle Fortpflanzung 250, 271.
— —, apogame Bastarde 252.
— —, Chromosomenzahl 321.
— *pastoralis*, Nucellarembryonen 451, 460, 461*.
— *pentaphylla* 259.
— —, Sexuelle Fortpflanzung 250, 271.
— —, Erzeugung apogamer Bastarde 252.
— —, Chromosomenzahl 321.
— *sabauda*, Apogamie und hybrider Ursprung 251, 271.
— *Sect. Aphanes*, Befruchtungsfähigkeit und -bedürftigkeit 248.
— —, Chromosomenzahlen 346.
— —, Pollenbildung 287.
— *Sect. Eualchemilla*, Verzeichnis apogamer Arten 247.
— —, Chromosomenzahlen 321, 345.
— —, Di- und Tetraploidie 325.
— *sericata*, Anomalien der Pollenbildung 287.
— —, Synergidenembryonen 438.
*Alchemilla speciosa*, Störungen im Verlaufe der Pollenbildung 287.
— —, Kernteilungen 346*.
— *vulgaris*, Polymorphismus 23.
Algen, vegetative Propagation **515**, 555.
*Allium*, Bulbillen- u. Samenbildung 478.
—, Chromosomenzahl, Kernteilungen 458.
— *Cepa*, Chromosomenzahl 458.
— *fragrans* (vgl. Nothoscordon fragrans).
— *Molly*, Chromosomenzahl 458.
— *odorum*, Bestäubung und Befruchtung **437**, 445, 452.
— —, Chromosomenzahl 458.
— —, Embryonen aus Antipoden 307, 438, 444, extrasaccalen Ursprunges 438, 444, 450, 451*, 461, 464, aus Synergiden 307, 437, 444.
— —, Zahl der Embryonen in reifen Samen 453.
— —, hybrider Ursprung und induzierte Apogamie 452, 455, 456, 462, 472.
— *Victorialis*, Chromosomenzahl 458.
— *vineale* 477.
*Alopecurus* 500, 536.
Alpenpflanzen, Fertilität bei Kultur in Niederungen 566.
—, Sterilität an der Grenze d. Verbreitungsgebietes 571, 587.
*Amaryllidaceae*, Chromosomenzahlen 324.
—, Pseudogamie 373.
*Amblystegium irriguum*, Chromosomenzahl 198.
— *riparium*, Chromosomenzahl 198.
— *serpens*, Chromosomenzahl 198.
— —, experimentelle Aposporie 101*.
— — *f. bivalens*, Entstehung 543*.
— — —, Geschlechtsverteilung 542.
— — —, Luxuration 544.
— — —, Sporogenese 543.
— — *f. tetravalens*, Entstehung, Geschlechtsorgane 543.
— *subtile f. bivalens*, Geschlechtsverteilung, Fertilität 542.
— — —, Sporogenese 543.
Ampelideen, falsche Bastarde 370.
Amphimixis **49**, 77, **84**, **150**, 154, **282**, 527, 528.
Ananas, kernlose Früchte 406, 466.
—, Vermehrung durch Stecklinge 595.
*Ananassa sativa*, Nucellarwucherungen 428, 466, 467*, 468*, 469, 473.
— —, Parthenokarpie **427**.
Androgenie, infolge cecidogener Störungen 577.
Anlockungsmittel der Blüten bei Apogamen 286.
Angiospermen, Apogamie 6, **240**, **269**, **273**.
—, Artbastarde, Sterilität **273**.
— —, Cytologie 294.
— —, Entwicklung der Samenanlagen 468, 473.
—, Befruchtungsprozeß und Reduktionsteilung 9.
—, Chromosomenzahlen von apogamen Arten **319**, 321.
—, Chromosomenzahlen von Bastarden **326**, 329, 334, 353.
—, Embryosack- und Eibildung bei Apogamen und Hybriden **299**, 317.
—, Geschlechtstendenz der Gameten 96.
—, Pollenbildung bei Apogamie **286**, 316.
— — bei Bastarden **291**, 316.
—, Polyembryonie **433**.
—, Samenbildung bei amphi- und apomiktischen Arten 314.
—, vegetative Propagation **474**, 476, 531.
Anneliden, Merogonie 176, 386.
*Anomobryum concinnatum* 514.
*Antennaria* 233, **240**, 258, 367, 494.
—, apomiktische und sexuelle Arten 17, 241.
—, Diözie 20.
—, Selbstbestäubung 21.
—, Polymorphismus und Apogamie 23, 240, 241.
— *alpina*, Chromosomenzahl 242, 323, 346.
— —, Embryobildung 6, 241, 242*, 248.

*Antennaria alpina*, hybrider Ursprung und Erblichkeitsverhältnisse 120, 244.
— —, männliche Pflanzen 154, 240, 244, 246, 608.
— —, Pollenbildung 286, 289.
— —, Tetraden- u. Reduktionsteilung 146, 242, 301, 303.
— —, Tetraploidie 325, 346.
— *carpathica* 245, 270.
— *dioica* 241, 245, 270.
— —, Chromosomenzahl 241, 323.
— —, Sexualität u. Kernphasenwechsel 241.
— *monocephala* 245, 270.
*Antirrhinum*, Bastarde mit gattungsfremden Merkmalen 613.
—, Fertilität einer pelorischen Rasse 538.
— *glutinosum* × *A. majus* 613.
— *molle* × *A. majus*, Intermediäre Stellung von $F_1$ 277*, 279.
— —, Vielgestaltigkeit von $F_2$ 279*.
— *rhinanthoides* 613.
— *siculum* × *A. majus*, Ungleiche Fertilität in den beiden Geschlechtern 291.
Äpfel, (vgl. *Pirus*), Frühreife infolge stimulativer Reizwirkung 410.
*Apis mellifica*, Reifeteilung im Drohnenei 149*.
— —, Reifeteilung in Spermatocyten 150*.
— —, Spermatogenese 149.
Apoflorie 596.
Apogamie, autonome 400, 404.
—, Ausbreitung lokal entstandener Formen 239.
—, Chromosomenzahlen **319**, 325, 342, 363, 364.
—, Definitionen 3, 7, 11, 142, 143, 154.
—, diploide (somatische) 8, 142, 213.
—, Di- und Polyploidie 273.
—, Eibildung und -entwicklung 308, 313, 318.
—, fakultative 154, 201.
—, Fortpflanzungs- und Vererbungsverhältnisse 257, 260, **605**.
—, haploide (generative) 8, 142, 214.
—, Blütenbau 286.
—, hybrider Ursprung und experimentelle Erzeugung 261, 367.
—, Hypothesen über die Ursachen **16**, 26, **156**, 253.
—, induzierte (stimulative) 219, 335, **366**, 607, 615.
—, obligate 154, 201, 213.
—, ovogene **154**, 157, **202**, 311, 593.
—, partielle 596.
—, somatische 157, **593**.
Apogamie und Bastardierung **273**.
— — Chromosomenzahl **319**.
— — Luxuration 285.
Apogamie und Mutation 24, **337**.
— — Polymorphismus **273**.
Apokarpie 596.
Apomixis, Definition und Einteilung 3, 7, 8, 154, 157, **476**, **527**.
—, fakultative **154**, 156.
—, obligate 154, 156.
—, Entstehung und Konstanz 282, **599**.
—, Rückkehr zur Amphimixis **602**.
Aposporie 11, **202**, 253, **462**, 593.
—, als Ursache von Neubildungen **542**, 584.
—, induzierte 224, 267.
—, obligate mit ovogener oder somatischer Apogamie **202**, 267, 593.
— und Nucellarembryonie 462.
*Arabis*, Vergrünung, Störung der Sporophyllbildung 576.
Artbastarde, Ausbildung und Lebensfähigkeit 276, 284, 366.
—, Chromosomenzahl **341**, 363.
—, Fortpflanzung und Geschlechtsverlust **280**, 281, **592**, 593.
—, Fertilität und Sterilität 280, 282.
—, Fortpflanzung und Vererbung 276, 279*, 280.
—, Luxuration **284**.
—, Merkmale und Habitus 274.
—, natürliche und künstliche Bastardierung **273**.
—, Pollen- und Samenbildung **292**.
—, Tetraploidie und vegetative Entwicklung 349, 357.
—, vegetative Vermehrung 281, **474**.
—, Verkümmerungen und Mißbildungen 281, 292.
—, Verwandtschaftsgrad und Kreuzungsmöglichkeit 275.
Artbegriff **589**, 598.
—, Bedeutung der Fortpflanzung für die Definition **597**.
Artbildung **589**.
— und Bastardhypothese 614.
—, Bedingungen der Artbildung aus Bastarden 612.
—, Entstehung von Kleinarten 614.
*Artemia salina*, diploide Parthenogenesis 152.
Arthropoden, künstliche Parthenogenesis 26, 145.
—, Geschlecht der Nachkommenschaft bei natürlicher Parthenogenese 152.
*Ascaris*, Kreuzung zwischen ungleich chromosomigen Rassen 327.
Ascomyceten, Kernverschmelzungen 212, **527**.
—, Parthenogamie und Pseudogamie 528*.
*Ascophanus carneus*, Parthenogamie und Pseudogamie 528*.

*Ascophyllum nodosum*, Chromosomenzahl 175.
*Aspidium*, Bastarde 226.
— *falcatum*, Apogamie 199.
— —, Zellverschmelzungen in Sporangien 214.
— *Filix mas cristatum*, obligate Apogamie 199, 201.
— *remotum*, hybrider Ursprung 227.
— —, Sporenbildung 227.
*Asplenium*, Bastarde 226.
—, Exper. Beeinflussung d. Sexualorgane 230.
— *bulbiferum*, Chromosomenzahl 217.
— *decussatum*, Hyperchromasie und Chromosomenzahl 344.
— *dimorphum*, spontane Aposporie und Apogamie 224.
— *germanicum*, hybrider Ursprung 227.
— —, Versuche zur künstlichen Erzeugung 229.
— *Nidus*, Ausbildung der Sexualorgane 230.
— *septentrionale*, künstl. Bastardierung 231.
Astern, hybrider Ursprung und vegetative Vermehrung 595.
*Atamosco mexicana*, Chromosomenzahl 324.
—, Diploidie 325.
—, Keimbildung nach Bestäubung, induzierte Apogamie **395**, 405, 462.
—, Pollenbildung 286.
—, Pseudo-Befruchtung 396*, Teilung des unbefruchteten Eikerns 397*.
*Athyrium Filix femina*, Chromosomenzahl 206.
— — *var. clarissima Bolton*, apospore Prothalliumbildung 203.
— — —, Kernverhältnisse und Chromosomenzahl 206, 207*, 215.
— — —, ovogene Apogamie 204, 225.
— — *var. clarissima Jones*, apospore Prothalliumbildung 202.
— — —, Kernverhältnisse und Chromosomenzahl 206, 215.
— — —, somatische Apogamie 204, 225.
— — *var. uncoglomeratum Stansfield*, apospore Prothalliumbildung 203.
— — —, diploide (ovogene) Apogamie 225.
— — —, Kernverhältnisse und Chromosomenzahl 206.
*Atrichum undulatum*, Reinkultur 196.
*Aulacomnium androgynum* 543.
*Aurainvillea* 526.
Autobasidiomyceten, apomiktische Fortpflanzungsprozesse **528**.
Autogamie, infolge Bestäubungsschwierigkeiten 21.
Automixis 184, **527**, 528.
Autoregulation der Chromosomenzahl 144, **384**.
*Azalea indica*, Abnormitäten der Pollenbildung 423, 567.

**B.**

*Bacillus gallicus*, Seltenheit der Männchen 591.
— *rossii*, Tetraden- u. Reduktionsteilung 148.
— —, konstante Parthenogenesis, Seltenheit der Männchen 591.
*Balanophora*, apogame Keimbildung 307, 311, **438**.
—, apomiktische und sexuelle Arten 17.
—, Embryosackobliteration und taube Samen 300.
— *elongata*, Eizelle und Keimzelle 310*.
— *globosa*, Fehlen männlicher Pflanzen 43.
*Balanophoraceae*, ovogene Apogamie 307.
—, Polymorphismus und Apogamie 22, 240.
Bananen (vgl. Kulturbananen), kernlose Früchte **406**.
*Barbula fallax*, Diözie 102.
—, diploide hermaphroditische Geschlechtspflanzen 102, 544.
— *muralis f. bivalens*, Geschlechtsverteilung, Fertilität 542.
— —, Verlauf der Sporogenese 543.
— *papillosa*, Verlust der sexuellenFortpflanzung 513.
— *unguiculata*, Eingeschlechtigkeit der Sporen 101.
Bastarde, Definition **594**.
—, Anteil an der Zusammensetzung der Pflanzenwelt 596, **612**.
—, apomiktische, als Zentren neuer Formenbildung 260, **599**.
—, einseitige **366**, 367.
—, „falsche“ **368**, 374.
—, Fertilität und Sterilität **280**, **589**, 603, 609.
—, goneokline 366.
—, intermediäre 366, 523, 597.
—, metrokline, metromorphe 124, 367, 369, 402, 523, 597.
—, Mosaik-Bastarde **523**.
—, — -Bildung dominanter Merkmale bei intermediärem Habitus 367.
—, Neukombination der elterlichen Merkmale 523.
—, patroklin, patromorph 368, 369, 385, 402, 523, 597.
—, sterile mit natürlicher oder künstlicher Vermehrung 295, 474, 530, 594, 595.
—, — mit Parthenokarpie 409, 429, 474.

Bastarde, Variationsfähigkeit in der Kultur 539.
—, Vererbung bei Semi-Sterilität 605.
Bastard-Apogamie, induzierte, Verbreitung im Pflanzenreich 401 404.
— -Keime, nachträgliche Chromatinelimination 382.
— -Sterilität 282, 298.
Bastardierung und Änderung der Chromosomenzahl **319**.
—, Bedeutung für die Artbildung 611.
—, Chromosomenverdoppelung als Begleiterscheinung 342, 360.
—, Eltern mit gleicher und ungleicher Chromosomenzahl **360**, 363.
—, Fertilität und Sterilität der Nachkommenschaft **280**, 292, 315.
—, Hinderungsgründe, 274, 315.
—, Lebensfähigkeit hybrider Keime 276, 284.
—, Lebensschwäche und Luxuration **284**, 315.
—, Pollen- u. Samenentwicklung 293, 316.
—, Systematische Verwandtschaft und Fähigkeit zur B. **275**, 315.
— als Ursache der Sterilität **536**.
Bastardierungsfähigkeit, Grenze bei Befruchtung mit artfremdem Sperma 111, 380.
Beerensträucher, fakultative Parthenokarpie 408.
Befruchtung, cytologische Grundlagen 282.
—, Di- und Polyspermie 353, **356**.
— mit radiumbestrahltem Sperma **385**, 557.
—, heterogene, als Ursache induzierter Parthenogenesis **379**, **385**.
—, Elimination des Spermakerns 379*, 380*, 381*.
— —, Entmischung der chromatischen Substanz 606.
Befruchtungs-Bedürftigkeit der Eizellen **308**.
— -Wirkungen **406**.
*Begonia*, überzählige Pollenkörner 423, 567.
—, Bastarde, Abfallen der Blütenknospen 281.
— —, ungleiche Sterilität in beiden Geschlechtern 292.
*Begonia frigida*, anormale Blüten 537.
Bestrahlung mit Röntgen- u. Radiumstrahlen 385, **556**, 585.
*Betula*, Gametensterilität und hybrider Ursprung 536.
Biene, Reifeteilung im Drohnenei 148, 149*.
—, Spermatogenese 150*.
*Bilbergia*, falsche Bastarde 370.
Birnen (vgl. Pirus), Frühreife infolge stimulativer Reizwirkung 410.
Blattläuse, diploide Parthenogenesis 152.
—, Parthenogenesis als Saisonerscheinung 153.
Blütenbiologie apogamer Angiospermen 286.
Blütencecidien **576**.
Blütenpflanzen, Abhängigkeit der Entwicklung von Außenbedingungen **556**.
—, lokale Sterilität 571.
—, Veränderung infolge Parasitismus 575.
*Bombax aquaticum*, Nucellarembryonie 444.
— —, Zahl der Embryonen in reifen Samen 453.
*Bombyx mori*, haploide und diploide Parthenogenesis 151.
*Bonnemaisonia asparagoides*, Parthenogenesis 11.
*Botrydium granulatum* 521.
—, Polyspermie 522.
*Brachypodium pinnatum*, gelegentliche Viviparie 500.
*Brachythecium rutabulum var. viviparum* 514.
— *velutinum*, Chromosomenzahl 198.
*Brassenia* 571.
*Brassica oleracea var. botrytis - napus*, Parthenokarpie 410.
Braunalgen, Reduktionsteilung 45.
*Bryaceae*, Chromosomenzahlen 198.
*Bryopsis*, Geschlechtliche Fortpflanzung 515, 520.
— *cupressoides*, Gametenbildung 516*.
*Bryum*, apospore Entstehung diploider hermaphroditischer Gametophyten **544**.
—, Chromosomenzahlen steriler Formen 198, 266.
—, Luxuration der bivalenten Rassen 544.
— *argenteum*, Eingeschlechtigkeit der Sporen 101.
— —, diploide, hermaphroditische Gametophyten 102*, 544.
— —, Sterilität der diploiden Rassen 103.
— *atropurpureum*, spontane Aposporie 544.
— *capillare*, Chromosomenzahl 198.
— —, Kernteilungen 197*.
— —, Sterilität der diploiden und hermaphroditischen Rassen 103, 544.
— *caespiticium*, Chromosomenzahl 198.
— —, Sterilität bei Diploidie 103, 544.
— *Geheebii* 514.
— *Gerwigii* 514.

*Bryonia*, Geschlechtsverteilung 37.
— *alba* × *dioica*, Degeneration der Embryosackmutterzellen 299.
— —, Geschlechtsverteilung bei reziproken Kreuzungen **120**.
— —, Parthenokarpie 410.
Bryozoen, vegetative Propagation 590.
—, sterile Bastarde 590.
*Buchlaea dactyloides* 580.
*Bufo vulgaris* × *Rana fusca*, Befruchtung mit radiumbestrahltem Sperma 385.
*Burmanniaceae*, Chromosomenzahlen 324.
—, Embryobildung 7.
*Burmannia*, apomiktische und sexuelle Arten 17, 18.
—, Chromosomenzahl 324.
— *candida* 18, 324.
— —, Tetradenteilung 147*.
— *Championii* 18, 324.
— —, Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle 147*.
— *coelestis*, Anomalien der Pollen- u. Embryosackentwicklung 290, 300.
— —, apogame Embryobildung 18*, 22*, 306*, 311.
— —, Chromosomenzahl 324, 325, 353.
— —, Polyembryonie 22*, 438, 439.
— —, Polymorphismus und Apogamie 240.
— —, Reduktions- und Tetradenteilung 147.
*Butomus*, Unfruchtbarkeit an der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes 571.

## C.

Cacteen, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
*Caelebogyne ilicifolia*, Ausfall von Bestäubung und Befruchtung 443, 449, 459, 470.
—, Embryo-, Frucht- u. Samenbildung 5, 436, 438 443, 449, 459, 465, 470.
—, Parthenogenesis, vermeintliche 4, 38.
—, Polyembryonie **433**, 435, 452.
—, taube Samen 457, 470.
*Campanula medium f. calycanthema*, petaloide Ausbildung des Kelches 538*.
—, Ursache der Sterilität 537.
*Cannabis*, Inkonstanz der Geschlechterverteilung 37.
*Capsella*, Hyperchromasie von Kernen 344.
*Cardamine* **490**.
—, Adventivknospen auf Laubblättern 491.
—, Artbastarde 493, 494*, 497.
—, Experimentelle Erzeugung von Bastarden 499.
— *bulbifera* 477, 478, **490**, 495*, 496.
*Cardamine bulbifera*, Blüten- und Samenbildung 491, 492, 531.
— —, Bulbillen 491.
— —, hybrider Ursprung 493, 498, 532.
— —, Pollenbildung 498.
— *californica*, Bulbillenbildung 491.
— *enneaphylla*, Verbreitungsgebiet, Diagnose 496.
— —, Bastarde 497, 532.
— *maritima*, hybrider Ursprung 493.
— *pentaphylla*, Bastarde 497, 532.
— —, Selbststerilität 499.
— —, Verbreitungsgebiet, Artdiagnose 496.
— *pinnata*, Bastarde 532.
— —, Verbreitungsgebiet, Diagnose 496.
— *polyphylla*, Selbststerilität 499.
— *polyphylla* × *pentaphylla* 494*.
— *pratensis*, Selbststerilität 499.
— *tenella*, Bulbillenbildung 491.
*Carex*, Pollenbildung 149.
— *praecox*, Parasitismus und Ovariumentwicklung 580.
*Carica*, Parthenokarpie 467.
— *cauliflora* 427.
— *Papaya* 427.
*Caryophyllaceae*, Kontabeszenz der Antheren 566.
*Catharinaea*, Chromosomenzahl 198.
*Caulerpa* **515**, 601.
—, Arten und Rassen 516, 517.
—, Di- und Polyspermie **522**, 534.
—, Formenbildung durch Bastardierung 518, 521, 523, 533.
— — nach dem Verlust der sexuellen Fortpflanzung 517, 601.
—, Knospenvariationen, Mosaikbastarde 517, 523, 533, 534.
—, Prolifikation und Fragmentation des Thallus 515.
—, Schwärmer oder Gameten 519, 521.
—, Ursache des Polymorphismus 517.
— *ambigua*, Fehlen von Stolonen 521.
— *clavifera*, Gametenbildung 521.
— *denticulata* 523.
— *flagelliformis*, entleerte Thallusspartien 521.
— *peltata var. macrodisca* 520*.
— —, Gametangien mit Austrittstellen 521.
— *plumaris f. Farlowi* 517*, 525.
*Caulerpa prolifera*, Prolifikation 516.
— *racemosa var. uvifera* 518*.
— —, Gametangiumbildung 519*.
— *scalpelliformis* 523.
— —, Formenbildung und Verbreitungsgebiet 524*.
— *selago* 525.
*Centranthus*, Abänderung von Blüten durch Einwirkung von Parasiten 576.

*Ceratodon purpureus*, Eingeschlechtigkeit der Sporen 101.
*Ceratopteris*, Ausbildung der Sexualorgane 230.
*Characeae*, Antheridium- und Spermatozoidenentwicklung 43, 44*.
—, Bastarde und Bastardierung **107**, 108.
—, Beeinflussung der Empfängnisfähigkeit 110.
— — der Sexualzellenbildung 34.
—, Befruchtung und Zygotenbildung 44, 122.
—, Chromosomenzahlen monözischer und diözischer Arten 121.
—, Formenreihen zw. verwandten Arten 139.
—, Generations- und Phasenwechsel 45, 46.
—, Geschlechtstrennung 37, 40, 98*, 99*, 193.
—, Individualkulturen 75.
—, Mitosen und Amitosen 43.
—, Monözie und Diözie 70, 98*, 99*, 100, 127, 193.
—, Oogonium- und Eibildung 44, 67, 73.
—, Parthenogenesis, habituelle oder gelegentliche 41.
—, Reizstoffe und Antikörper 109.
—, vegetative Vermehrung 38.
—, Verbreitungsagentien 127, 130.
—, Zygote, Reduktionsteilung **92**, 93*.
— —, Ruheperiode 92, 94.
— —, Zwittertum 99.
*Chara aspera* 36, 103, 109, 117, 119, 137, 140.
— —, Chromosomenzahl 122, 325.
— —, erbliche Rassen und Formen 137.
— —, Fertilität im Norden 129.
— —, Kernteilungen 124*.
— *baltica* 119, 140.
— *ceratophylla* 109.
— —, Geschlechtsverteilung 35, 70.
— —, Befruchtungsversuche 70, 83.
— *connivens* 70, 115, 117, 122, 123, 137, 140.
— *connivens* × *fragilis* 108, 119.
— *contraria* 74, 122.
— *coronata* 113.
*Chara crinita* 4, 6, 15, 20, 31, **35**, **49**, **86**, **107**, 145, 153, 158, 160, 169, 187, 198, 245, 259, 270, 285, 367, 494, 521, 534, 591, 602.
— —, Antheridium- und Spermatozoidenentwicklung 61.
— —, Apogamie, Entstehung und Ursache 86, 107.
— —, Bastardierung, Entwicklungserregung durch artfremdes Sperma 110, 130, 139.
— —, Befruchtung 47.
*Chara crinita*, Befruchtungsversuche 67, 68*, 83.
— —, Begleitarten 115.
— —, Degeneration unbefruchteter Oogonien 67, 74*, 75, 76*.
— —, Di- und Polyploidie 87, 100.
— —, Einfluß äuß. Bedingungen auf die Fortpflanzung 128, 129, 312, 318.
— —, Entwicklungsanomalien 49, 51.
— —, Formen- und Rassenbildung 61, 131, 136.
— —, Geschlechtsdimorphismus 60*, 61, 62*, 66, 126.
— —, Geschlechtsverlust 81.
— —, Habitus und Morphologie 50, 51*, 55*, 59*, 72*, 73, 116*, 118*, 126, 132*, 136*.
— —, Keimung der Partheno- und Zygotensporen 39, 81, 87, 92, 94, 95.
— —, Keimkraft der Partheno- und Zygosporen 58.
— —, Kernteilung und Chromosomenzahl 47, **79**, 80*, 84, **122**, 123*, 124*, 325.
— —, Lebensdauer und vegetative Propagation 41, 53, 64, 114.
— —, Luxuration und Fruchtbarkeit der apogamen Formen **125**, **285**.
— —, Oogonium- und Eizellenbildung **73**, 74*, 76*, 87, 89.
— —, Parthenogenesis oder Apogamie 4, 6, 15, 38, 40, 47.
— —, haploide Parthenogenesis 87, **88**.
— —, Partheno- und Zygosporenbildung 31*, 64, **66**.
— —, Polymorphismus **130**, 141.
— —, Sporenmaße 62, **131**.
— —, Verwandtschaftsverhältnisse **112**.
— —, Vorkommen und Standortsbedingungen **35**, **52**, 61, 82.
— *delicatula* 115.
— *dissoluta* 109, 113.
— —, Selbstbefruchtung 122.
— *foetida*, Chromosomenzahl 77, 78, 121, 140.
— —, Oogoniumentwicklung 44, 74.
— —, Reduktionsteilung 45, 93.
— —, Selbstbefruchtung 122.
— —, Spermatogenese 44*.
— —, Standorte 52.
— *fragifera* 123.
— —, Diözie 70.
— *fragilis* 30*.
— —, Chromosomenzahl, Reduktionsteilung 45, 47, 48, 78*, 93*, 121, 140.
— —, Oogoniumentwicklung 44.
— *galioides* 70, 103, 117, 137.
— —, Befruchtungsversuche 70.
— —, Chromosomenzahl 79*, 122, 140, 325.

*Chara galioides*, Habitus 118*.
— *hispida* 115.
— *imperfecta* 113.
— *intermedia* 109.
— *Karelini* (vgl. *Ch. crinita Wallr.*) 52.
— *Kirghisorum* 52.
— *polyacantha* 117, 118*, 140.
— —, Chromosomenzahl 122.
— —, Selbstbefruchtung 122.
— *scoparia* 113.
— *stelligera* 70, 109.
— *strigosa* 129.
*Cheiranthus Cheiri*, Polyembryonie 433, 437.
Chimären, Isolierung von *Gigas*-Formen 553.
*Chlamydomonadineae*, Bastardierung und Geschlechtsverlust 159, 261.
—, Parthenogenesis 12.
—, Zygote als Diploidphase 46.
*Chlamydomonas*, Kreuzung verschiedener Arten 138, 159.
—, Polyspermie 522.
— *intermedia*, Iso- und Heterogameten 159.
*Chondrilla juncea*, Chromosomenzahl 323.
— —, Diploidie 325.
— —, ovogene Apogamie 7, 323.
Chromatindiminution **553**, 585.
Chromosomen-Ausfall 585.
— Konjugation, bei Schmetterlingsbastarden 298.
— Quer- oder Längsspaltung 344.
— Satelliten 553, 554.
— Trabanten 553.
— Verdoppelung, Zeitpunkt und Mechanik **343**, 349.
— —, ohne Apogamie 347.
— —, Einfluß des hybriden Ursprunges 356.
Chromosomenzahlen von:
— *Characeae* **77**, **119**.
— *Zygnemaceae* 168.
— *Fucaceae* 174.
— Pilze 184.
— Moose 198.
— *Pteridophyten* **206**, **208**, **215**, **219**.
— *Angiospermen* **319**.
Chromosomenzahl und Geschlechtsverlust 19.
— und Statur 338.
Chroolepideen, Parthenogenesis 12.
*Chrysanthemum*, Chromosomenzahlen 357.
—, hybrider Ursprung und vegetative Vermehrung 595.
—, Möglichkeit autonomer u. stimulativer Apogamie 401.
*Cicuta bulbifera* 477.
Ciliaten, Bastarde mit vegetativer Propagation 590.
*Cistus*-Bastarde, ungleiche Fertilität in den beiden Geschlechtern 292.
*Citrus*, Bastarde und Polymorphismus 456.
—, Bestäubung und Befruchtung 442.
—, Kernteilung, Chromosomenzahl 458.
—, Polyembryonie 435, 438, **442**, 464.
— *Aurantium*, Bestäubung und Befruchtung 446, 470.
— —, Ei- und Adventivembryonen 433, 449, 451, 453.
— —, Kernteilungen, Chromosomenzahlen 458.
— —, hybrider Ursprung nucellarembryonater Rassen 455.
*Clivia miniata* (Himantophyllum), falsche Bastarde 370.
*Clusia alba*, Nucellarembryonie 444.
*Codiaceae*, Formenbildung und sekundärer Geschlechtsverlust 526.
*Codium* **526**.
Coelenteraten, Bastarde mit vegetativer Propagation 590.
*Coffea arabica*, unechte Polyembryonie 437.
*Colchicum autumnale*, Lage des eibürtigen Embryos 444.
*Coleochaetaceae* Parthenogenesis 15.
*Coleochaete*, Geschlechtstrennung 99.
—, Zygote als Diploidphase 46.
*Compositae*, Chromosomenzahlen **320**,323.
Conidienbildung 475.
Coniferen, Polyembryonie 433.
Conjugaten, Zygote als Diploidphase 46.
*Corydalis solida*, Fertilität pelorischer Blüten 537.
*Cotylanthera tenuis*, Anomalien der Pollenbildung 290.
—, Ei- und Keimzellentwicklung 311.
—, Embryosackobliteration und taube Samen 300.
—, Polymorphismus 22.
*Crepis*, Chromosomenzahlen 323.
— *biennis*, Deformation der Blüten und Blütenstände 580*.
Cruciferen, Vergrünungen von Blüten 576.
*Cucurbitaceae*, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
*Cutleria*, Parthenogenesis 5, 11, 12.
—, Generations- und Phasenwechsel 46.
—, Kreuzungsversuche 178.
—, Verschwinden der männlichen Pflanzen 129.
— *adspersa*, Keimung unbefruchteter Eizellen 14.
— *multifida*, Abhängigkeit der Fortpflanzungsart von den äuß. Bedingungen 14, 42.

*Cynanchum vincetoxicum*, Polyembryonie 437.
*Cypripedium Calceolus* 444.
*Cystopteris*, Bastarde 226.
— *fragilis f. polyapogama*, Embryobildung 200*, 201.
— —, Chromosomenzahl 219.
— —, Einfluß äuß. Bedingungen auf die Fortpflanzung 224.
*Cystosira*, Merogonie 27.
—, Parthenogenesis 88.
— *barbata*, Merogonie **176**, 386.
— —, Befähigung zur Parthenogenesis 176.
*Cytisus Adami*, stimulative Parthenokarpie 410.

D.

*Dactylis* 500.
*Datura*-Bastarde, Fruchtbarkeit und Riesenwuchs 285.
*Daphne mezereum*, Chromosomenzahl 322.
*Delphinium*, Chromosomenzahl 321.
*Dendrophthora*, ovogener Ursprung des Embryos 438.
*Dentaria*, vgl. *Cardamine*.
— *bulbifera* 477, 478. (Vgl. auch *Cardamine bulbifera*).
*Derbesia*, vegetative Vermehrung 515.
*Desmidiaceae*, natürl. und künstliche Parthenogenesis 167.
*Dianthus*, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
—, Verwandtschaftsgrad leicht sich kreuzender Arten 275.
— *deltoides* × *armeria*, Multiformität von $F_2$ 614.
Diatomeen, Reduktionsteilung 45.
*Dichotomosiphon pusillus* 527.
— *tuberosus* 526.
*Dicranophora* 191.
*Dicranura erminea* × *vinula*, Cytologie 298.
*Dictyota*, Generations- und Kernphasenwechsel 46.
—, Kulturmethoden 176.
*Didymodon cordatus* 514.
*Digitalis*, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
— *purpurea* × *lutea*, Anomalien der Pollenbildung 293.
*Dioscorea* 477, 478.
*Diospyros* 467.
— *Kaki*, Parthenokarpie 427.
— *virginiana*, Parthenokarpie 428.
Diözie, Auslösung von Zwittertum durch Parasiten 579.
—, Einfluß von Klimaänderungen und Wanderungen auf die Ausbildung der beiden Geschlechter 587.
Diplobionten, Definition 46.
—, Geschlechtstrennung 97.
Diploidie von Gametophyten, apospore Entstehung 542.
—, Fertilität bei Monözie und Diözie 542, 544, 584.
Dispermie, bei artfremder Befruchtung **360**, 364.
—, als Ursache des Geschlechtsverlustes 522, 534.
*Ditrichum zonatum* 514.
Ditriploidie, Entstehung 354, 360, 363.
Domestikation, als Ursache d. Parthenokarpie **409**.
—, Einfluß auf die Fertilität 409, 586.
*Doodya caudata*, somatische Apogamie 201.
*Draparnaldia*, Parthenogenesis 12, 13.
*Drosera*, Hyperchromasie von Kernen 344.
— *rotundifolia* × *longifolia*, Chromosomenzahlen 328*, 329*.
—, Triploidie 353.
—, Reduktionsteilung 361.
*Dryopteris*, Bastarde 226.
— *Filix mas var. crenata*, Chromosomenzahl 217.
— *mollis*, vgl. *Nephrodium molle*.

E.

Echinodermen, art-, gattungs- u. klassenfremde Befruchtung **377**.
—, Chromatinelimination aus Keimkernen 380, 382.
Merogonie **176**, 386.
—, metro- u. patromorphe Bastarde **377**.
—, Parthenogenesis 26, 145, 590.
—, parasitäre Kastration 581.
Echinodermen-Bastarde, Chromosomenzahl 383.
Echinid-Crinoiden-Bastarde 375, 383.
*Echinus*, Kreuzung mit *Antedon*, *Mytilus* usw. 378, 379*, 380.
— *esculentus* × *miliaris*, mütterliche Merkmale 379.
*Ectocarpus*, Polyspermie 522.
— *siliculosus*, Befruchtung und Parthenogenesis 14*.
— —, Keimung männlicher Gameten 177.
*Elatostema acuminatum*, atypischer Verlauf der Embryosackentwicklung **305**, 307.
— —, Chromosomenzahl 321.
— —, partielle Apogamie und Embryosackobliteration 300, 307.
— —, Polyembryonie, unechte 437, 460.
— —, Tetraden- und Reduktionsteilung 302.
— *sessile*, Chromosomenzahl 321.

*Elatostema sessile*, Diploidie 325.
— —, Embryosackentwicklung 306.
— —, Geschlecht der apogamen Nachkommenschaft 120.
— —, Polymorphismus und Apogamie 240.
— —, Reduktions- und Tetradenteilung 302.
*Elodea canadensis*, Sexualität isolierter weiblicher Pflanzen 570, 587.
Embryonie, somatische an haploiden u. diploiden Gametophyten 156.
Embryosack der Angiospermen, Abweichungen vom typischen Schema 305.
—, Obliteration bei Hybriden und Apogamen **299**, **308**.
Embryosackmutterzelle, Verlauf der Kern- und Zellteilung 147*.
*Ericaceae*, Kontabeszenz der Antheren 566.
*Erigeron*, Chromosomenzahl 323.
— *annuus*, Apogamie, Chromosomenzahl 323.
Ernährungseinflüsse, Bedeutung für die apogame Entwicklung bei Bastarden 314.
*Erophila*, Vorkommen induzierter Apogamie 401.
—, Gesetze der Formbestimmung bei Bastarden 611.
— *verna*, Entstehung von fertilen Kleinarten durch Kreuzung 614.
Enten-Bastarde, Störungen im Verlauf der Gametogenesis 292.
*Epilobium*-Bastarde, verminderte Blütenbildung 281.
*Epirrhizanthes elongata*, Chromosomenzahl 322.
— *cylindrica*, Chromosomenzahl 322.
*Equisetum arvense* × *E. limosum*, anormale Sporenbildung 227.
— *limosum*, Chloroformieren der Sporenmutterzellen 558.
Erdbeer-Bastarde **368**.
*Erythronium*, Polyembryonie 437.
Eßbananen, vgl. Kulturbananen.
*Eupatorium glandulosum*, Chromosomenzahl 323, 325.
— —, ovogene Apogamie 7.
— —, Embryosackentwicklung 301.
— —, Teilung der Pollenmutterzellen 288*, 289.
*Euphorbia cyparissias* 454.
— —, Adventiv-Knospenbildung 454.
— —, Fertilität nach Pilzinfektion 575.
— *dulcis*, Bastardierung und Polymorphismus 456.
— —, Nucellarembryonie **444**, 450*, 453. 470.
*Eurycnema herculeana*, Seltenheit der Männchen 591.
*Evonymus americanus* 444.
— *latifolius*, hybrider Ursprung und Polymorphismus 456.
— —, Nucellarembryonie 444, 450.

F.

Farne, apogam-apospore Formen **202**.
— —, hybrider Ursprung **225**.
— —, Kernverhältnisse **206**.
— —, Sporangiumentwicklung 202.
—, Apogamie obligate, ohne Aposporie **208**.
—, Aposporie **202**, **206**, **222**, **228**, 267.
—, Bastarde **225**, 268.
—, Geschlechtsorgane, Beeinflussung durch äuß. Bedingungen 229, 268.
—, Monözie der Prothallien 228.
—, Parthenogenesis 229.
—, Schwächung der Sexualität 226, 268.
—, Spontane und künstliche Kreuzung 229, 231.
—, Ursprung der Apogamie **228**, 232.
Fausse hybridation (Pseudohybridation) 370.
Faux hybrides 125, **370**, 404.
Fécondation sans croisement 371.
Feigen (vgl. *Ficus*), kernlose Früchte 406.
*Festuca* 500.
*Ficaria* (vgl. *Ranunculus Ficaria*) 478.
*Ficus Carica*, Parthenokarpie 428.
— *hirta*, ovogene Apogamie 6.
Filialgeneration ($F_1$-Generation) bei Moosen 192.
Fische, Befruchtung der Eier mit radiumbestrahltem Sperma 385.
Florideen, Kulturmethoden 176.
*Fourcroya* 477.
— *gigantea*, Entwicklung der Geschlechtsorgane 487.
— *cubensis*, Blütenstand, Lebensdauer 485*.
— —, Selbststerilität oder Apokarpie 486.
— —, Samenanlage, Embryosack und Eiapparat 486*, 488*, 489*.
— —, Pollenbildung und Pollentetraden 489, 490*.
Fortpflanzung, Einfluß andauernder Unterdrückung 556.
*Fragaria*, Ursprung der patromorphen Bastarde 387, **389**.
—, wirkliche Bastardierung 390.
— *chiloensis* 368.
— *elatior* 368.
— *vesca* 368.

*Fragaria vesca*, Kreuzung mit amerikanischen Arten 368.
— *virginiana* 368, 371.
— — × *collina*, intermediäre sterile Bastard-Form 372.
— — × *elatior* 369, 371.
— —, Befruchtung und Teilung des Zygotenkerns 390*.
— —, patromorphe, sterile Bastarde 371.
Fruchtbarkeit, Unstätigkeit bei Bastarden 603.
Fruchtungsvermögen (vgl. Parthenokarpie) 406.
Fructificatio erronea 468.
*Fucaceae* 159, **173**, 199, 261.
—, Apogamie 153, 177.
—, Merogonie 176, 263, 386.
—, Parthenogenesis 5, 177, 263.
—, Reduktionsteilung 45.
*Fuchsia*, Anomalien der Pollenbildung 423, 490, 567.
— *intermedia*, Nachweis des hybriden Ursprunges 372.
— *splendens* × *cordifolia*, Ergebnis reziproker Kreuzungen 372.
*Fucus*, Bastarde und Bastardierung 177, 263.
—, Diplo- und Haplophase 174, 175.
—, Geschlechtsverteilung 173.
—, Kulturmethoden 176.
—, Oogonium- und Eientwicklung 174*.
—, Parthenogenesis 173, 263.
—, Polyspermie 175, 522.
— — und Rassenbildung 175.
—, Reduktionsteilung 45, 263.
— *ceranoides*, Monözie oder Diözie 173.
— — × *platycarpus*, Monözie 173.
— *lutarius*, Apogamie und hybrider Ursprung 177.
— *nodosus*, Diözie 173.
— *platycarpus*, Monözie 173.
— —, Chromosomenzahl 174.
— *serratus*, Bastardierung 177.
— —, Chromosomenzahl 174, 175.
— —, Diözie 173.
— *vesiculosus*, Bastardierung 177.
— —, Befruchtung und Polyspermie 175*, 522*.
— —, Chromosomenzahl 175.
— —, Diözie 173.
— —, künstliche Entwicklungserregung 173.
— *vesiculosus* × *serratus* 178.
— *vesiculosus* × *Ascophyllum nodosum* **178**.
*Funaria fascicularis* × *hygrometrica* 193.
— *hygrometrica*, Entwicklung in Reinkulturen 196.
*Funkia*, Kernteilung, Chromosomenzahl 457.
*Funkia coerulea* (vgl. *F. ovata*), Polyembryonie 433.
— *Fortunei* 447.
— *lancifolia* 447.
— *ovata*, Bestäubung und Befruchtung 441, 446, 447, 449, 470.
— —, Chromosomenzahl 458.
— —, Ei- und Nucellarembryonen 435*, 438, 440, 441, 450, 453.
— —, Embryosackentwicklung 440.
— —, Kreuzungsversuche und hybrider Ursprung 447, 456.
— —, Schwächung der Sexualität 454.
— *Sieboldiana*, Chromosomenzahl 457.

## G.

*Gagea*-Bastarde 360.
— *arvensis* 477.
— *bulbifera* 477.
— *fistulosa*, vegetative Propagation 479.
— — *var. fragifera*, Brutzwiebelchen im Blütenstand 478.
— *Liotardi* 477.
— *lutea*, normale und dispermatische Befruchtung 354*, 355.
Gallen 583, 588.
Gallwespen, konstante Parthenogenesis 590.
*Galtonia candicans*, Trabanten-Chromosomen 554.
Gametenbildung, direkte Beeinflussung **556**.
Gametophyt, vegetative Propagation 265, 475.
Generationswechsel 8, 9, **191**, 265, **475**.
—, Haupt- und Nebenformen der Fortpflanzung 475.
*Gentianaceae*, ovogene Apogamie 7.
—, Polymorphismus u. Apogamie 240.
Geschlechts-Bestimmung **96**.
— -Dimorphismus 61, 125.
— -Tendenz der Gameten 91, 96.
— -Trennung 96.
— -Verschiebung nach experimentell erzeugter Diploidie **103**.
— -Vererbung **90**, 96.
Geschlechts-Verlust 536.
— in der Nachkommenschaft v. Bastarden **602**.
— -Verteilung, Übergang von Monözie zu Diözie 283.
— -Änderung bei Vergrünungen 577.
*Geum urbanum* × *coccineum*, andauernde Sterilität 603.
*Gigas*-Formen 73, 84, **335**, **337**.
*Gnaphalium*, Trennung der Geschlechter 246.
*Gnidia carinata*, Chromosomenzahl 322.

*Gomphrena decumbens*, Eiapparat mit erhöhter Zellenzahl, Polyembryonie 438.
*Gonatonema Boodlei* 166.
— *tropicum* 166.
— *ventricosum* 166.
— —, Bildung von Agamosporen 166*.
Gramineen, Viviparie **500**.
*Grimmia andreaeoides* 514.
— *anomala* 514.
— *tergestina* × *orbicularis* 193.
— —, hybride Kapseln 194*.
— *torquata* 514.
*Gymnadenia conopsea*, unechte Polyembryonie 437, 444.
*Gymnogramme*, Bastarde 226.
Gymnospermen, Parthenogenesis 7.
—, Bastarde 274.
—, Polyembryonie 433.
Gurken, kernlose Früchte 406.

**H.**

*Habranthus* (*Zephyranthes*), konstante metromorphe Bastarde 373.
*Halidrys*, Merogonie 386.
Haplobionten 46.
—, Geschlechtstrennung **97**.
*Hedera Helix*, lokale Sterilität 571.
Hefepilze, apomiktische Fortpflanzung 528.
*Helleborus*, Chromosomenzahl 321.
*Helosis* 22.
—, ovogener Ursprung des Keimes 438.
*Hemerocallis flava* 481.
— *fulva*, Anomalien der Pollenbildung 423, 480*, 481, 490.
Hemiascomyceten, apomiktische Fortpflanzungsprozesse 528.
Heterogenie (vgl. heterogene Befruchtung) 402.
*Hieracium* **253**, 271, 494, 510.
—, Apogamie partielle u. absolute 71, 253, 254, 392, 394, 596, 608.
— —, autonome 401.
— —, ovogene 6.
Hieracium, apogame Keimbildung 311.
—, apomiktische und sexuelle Arten 17, 25, 285.
—, Aposporie 308*, **462**.
—, Bestäubung, Befruchtung 21, 286.
—, Chromosomenzahl 319, **323**.
—, Embryosackmutterzellen, Reduktionsteilung 302, 304.
—, Kreuzungsversuche mit partiell apogamen Arten **255**, 257, **600**.
—, metromorphe Bastarde 124.
—, Pollendegeneration, genetische Beziehungen zur Apogamie 290.
—, Polyembryonie 437.
Hieracium, Polymorphismus 23, 260, 600.
—, — und Apogamie 240.
—, — der Bastarde 254.
—, — u. Geschlechtsschwächung 25.
—, vegetative Propagation 21.
—, Synergidenembryonen 438, 439.
—, hybrider Ursprung der apogamer Formen **255**, 271, 601.
— *alpinum*, Schließbewegungen der Blütenstände 286.
— *aurantiacum*, hybrider Ursprung 601.
— —, partielle Untauglichkeit des Pollens 21.
— *auricula*, Fertilität 255.
— —, Eignung zum Nachweis des hybriden Ursprunges der Apogamie 258.
— —, Chromosomenzahl 323.
— *auricula* × *aurantiacum*, Nachkommenschaft fertiler und apogamer Individuen 256.
— *excellens*, Apogamie u. Aposporie 323, 462.
— —, Chromosomenzahl u. Reduktionsteilung 323, 361.
— —, hybrider Ursprung 361, 601.
— —, Tetraploidie 325.
— *excellens* × *aurantiacum*, Nachkommenschaft aus diploiden u. haploiden Eiern 256.
— *excellens* × *pilosella*, dimorphe Nachkommenschaft 256.
— *flagellare*, apospore Entstehung des Embryosackes 253*, 308*, 323, 462, 463*.
— —, Chromosomenzahl 323, 353.
— —, Ditriploidie od. Ditetraploidie 325, 353.
— *pilosella* × *aurantiacum*, Selbststerilität ohne Apogamie 256.
— *rigidum*, mangelhafte Pollenbildung 287.
— *silvaticum*, Pollenbildung 287.
— *umbellatum*, apogame und fertile Rassen **124**, **254**.
— —, Eignung zum Nachweis des hybriden Ursprunges der Apogamie **258**, 272.
— —, Pollenbildung 288.
— *venosum*, Chromosomenzahl 323.
*Holcus lanatus*, Viviparie 500.
*Hosta coerulea*, vgl. *Funkia ovata*.
*Houttuynia cordata*, Chromosomenzahl 321, 358.
— —, ovogene Apogamie 7.
— —, Polymorphismus 22.
— —, Reduktions- u. Tetradenteilung 147, 303.
*Humaria rutilans*, Pseudogamie 528*.
Hybriden, vgl. Bastarde und Artbastarde.

Hybrides sans croisement 370.
*Hydatina senta*, Tetraden- u. Reduktionsteilung 148.
*Hydnum aduncum* usw., Bastarde 193.
*Hydrilla*, lokales Fehlen des männlichen Geschlechtes 573.
*Hydrocharis*, lokale Sterilität 571.
—, Verlust des männlichen Geschlechtes 572, 573.
*Hymenocallis*, falsche Bastarde 370.
— *amoena var. princeps*, Pseudogamie 483.
*Hymenophyllaceae*, Apogamie 200.
*Hypnaceae*, Chromosomenzahl 198.
*Hypnum velutinum*, Reinkultur 196.
Hyperchromasie 344.
Hyper- u. hypotonische Lösungen, z. Auslösung von Parthenogenesis 90.

I.

Individualkulturen 34, **64**, 609.
Infloreszenzen, Partielle Sterilität 539.
Injektion, Beeinflussung der generativen Entwicklung **28**, 34, 355.
*Iris sibirica*, Synergidenembryonen 437.
Insekten, parasitäre Kastration 581.
Intoxikation, fötale, infolge Injektion 28.

J.

Jungfern-Fruchtbildung (vgl. Parthenokarpie) **406**.
*Jussiaea repens var. grandiflora*, unfruchtbare Blüten und vegetative Vermehrung 570.

K.

Kamelien, hybrider Ursprung und vegetative Vermehrung 595.
Kastration, parasitäre bei Tieren **581**.
— temporäre und definitive 581.
Kernobstbäume, Vermehrung durch Pfropfung und Okulierung 595.
Kernplasmarelation, Änderungen bei Apogamie und Sterilität 542.
— bei Bastarden 298.
— bei experimentell erzeugter Diploidie 543.
— in Heterozygoten 357.
Klone 137, 542.
—, Variabilität und Vererbung 601.
—, Ausgangsmaterial für Bastard- und Vererbungsforschung 609.
*Knautia arvensis* 575.
Konjugation, heterogene, bei Spirogyra 169*, 170*, 172*.
Kontabeszenz der Antheren 566.
Kreuzung, vgl. Bastardierung.
—, heterogene, Geschlechtsprodukte der Nachkommenschaft 383.
— —, Beeinflussung der Vererbungsrichtung 377.
— —, Ursache der Sterilität 536.
Kreuzungsresultate bei reziproken Kreuzungen **178**, 387.
— zwischen gleich- und ungleichchromosomigen Eltern 123, **326**.
Krustaceen, parasitäre Kastration 581.
Kulturbananen, autonome Parthenokarpie 412.
—, Bastardnatur 414, 423, 425, 430.
—, Befruchtung und Bastardierung 424, 425.
—, Chromosomenzahlen **421**, 422*, 423, 430.
—, Tetraden- und Reduktionsteilung 419*.
—, Di- und polyploide Rassen 422.
—, Pollen- und Embryosackentwicklung 415*, 416*, 418, 420*, 424*, 425*, 430.
Kulturpflanzen, Geschlechtsverlust infolge parasitärer Einwirkungen 575.
—, Anomalien im Fortpflanzungssystem **283**, **565**, 567, 586.
—, Erblichkeit v. Bildungsabweichungen 582.
—, hybrider Ursprung 283, 569, 586.
—, Parthenokarpie **406**, 407, 429, 595.
—, Variabilität kultivierter Bastarde 569, 586.

L.

*Laminariaceae*, vegetative u. geschl. Fortpflanzung 515, 519.
*Laminaria flexicaulis* 519.
*saccharina* 519.
*Lamprothamnus*, Monözie und Diözie 70.
— *alopecuroides* 117.
*Larix*, Reduktions- und Tetradenteilung **558**.
— *decidua*, Chromosomenzahl 560.
— —, Gameten und Keime mit abgeänderter Chromosomenzahl 561, 563.
— —, Teilungen in Pollenmutterzellen und Pollenkörnern 560*, 561, 563.
*Lastrea pseudomas* (= *Dryopteris Filix mas var. pseudomas* = *Nephrodium*), Apogamie ohne Aposporie **208**.
—, Chromosomenzahl 211, 217.
— *var. cristata apospora Druery*, apogame Prothalliumbildung 213.
— —, Chromosomenzahl 213, 217, 267.
— —, Kernphasenwechsel 214, 226, 267.
— *var. polydactyla Wills*, Apogamie, somatische 208, 210, 213.

*Lastrea var.*, Chromosomenzahl 211, 267.
— —, Kernphasenwechsel 213, 226, 267.
— —, Kernteilungen 209*.
— —, Kernwanderungen u. Verschmelzungen 211, 212*.
—, *var. polydactyla Dadds.*
— —, Apogamie obligate 208, 210, 213.
— —, Chromosomenzahl 211, 267.
— —, Kernphasenwechsel 213, 226, 267.
— —, Kernteilungen 201*.
— —, Kernwanderungen u. Verschmelzungen 211.
*Lathyrus vernus*, Chromosomenzahl 564.
Laubmoose **191**, **512**.
—, Gametophyten, haploide u. diploide 73.
—, Geschlechtsverlust 191.
—, Kernverhältnisse 197.
—, hybride Mooskapseln **192**.
—, Reinkulturen 196.
Lebendiggebären (vgl. Viviparie) 477.
Lebermoose **191**, 512.
—, Anordnung der Sexualorgane bei Monözie 193*.
—, Reinkulturen 196.
Leguminosen, Bastarde, Sterilität, Parthenokarpie 410.
*Lens esculenta*, Chromosomenzahl 564.
*Leptodontium styriacum* 514.
*Leucojum vernum*, Chromosomenzahl 324.
*Liliaceae*, Chromosomenzahlen und Geschlechtsverlust 328.
—, Kontabeszenz der Antheren 566.
*Lilium*, Chromosomenzahl der Embryosackkerne 303, 344.
—, falsche Bastarde 370, 493.
—, Selbststerilität bulbillentragender Formen 481.
—, Tetraden- u. Reduktionsteilung 146*, 242, 303.
— *bulbiferum*, Geschlechtsverhältnisse **481**.
— —, Hybridation in der Aszendenz 482.
— —, Selbststerilität 479, 485.
— *candidum*, Chloroformieren von Pollenmutterzellen 558.
— —, Kernverschmelzungen in Wurzelzellen 356*.
— *croceum* 481, 531.
— —, Bulbillen tragende Sämlingspflanze 482*.
— —, Geschlechtsverteilung 481.
— —, patrokline Bastarde 483.
— *croceum* × *tigrinum* 483.
— *lancifolium* 477.
— *Martagon*, abnorme Kern- und Zellteilungen 557*.
— —, Synergidenembryonen 437.
*Lilium superbum*, Pseudogamie 483.
— *tigrinum* 477.
*Linaria spuria*, Entstehung der Pelorie 539.
— *vulgaris f. peloria*, Fertilität **537**.
Linien, reine, Ausgangsmaterial für Bastard- und Vererbungsforschung 609.
— —, Bedeutung für das Problem der Artbildung 610.
*Linum usitatissimum* 454.
*Liparis latifolia*, stimulative Parthenokarpie **410**.
*Lobelia syphilitico-cardinalis*, andauernde Sterilität 603.
*Lolium perenne*, gelegentliche Viviparie 500.
*Lonicera coerulea*, Anomalien der Pollenbildung 423, 567.
— *Periclymenum*, cecidogene Störungen **576**, 578*.
*Loranthus europaeus*, Polyembryonie 433, 436.
*Lucina sine concubito*, vgl. Parthenogenesis 4.
Luxuration der Bastarde 125, **284**.
— in der Ausbildung der Vermehrungsorgane 474, 530, 533.

## M.

*Mangifera indica*, hybrider Ursprung der nucellarembryonaten Rassen 455.
— —, Nucellarembryonie 444, 450, 453.
— —, Wucherungen des Nucellargewebes **469**.
*Mantis religiosa* 378.
*Marsilia* **232**, 261, 266, 510.
—, Apogamie 153.
—, Chromosomenzahlen 233, **325**.
—, Polymorphismus und Geschlechtsschwächung 25, 233.
— *Drummondii*, Apogamie ovogene 76*, 84, 234*, 311.
— —, Apogamie partielle **232**, 234, 259, 596, 608.
— —, Archegonium- und Eibildung 76.
— —, Chromosomenzahl u. Kernteilung 233, 303, 325.
— —, hybrider Ursprung der apogamen Sippen 233, 268.
— —, Polymorphismus 25, 233.
— *quadrifolia*, Chromosomenzahl 325.
— *vestita*, Apogamie ovogene 15, 232.
— —, Chromosomenzahl 325.
— —, Geschlechtlich erzeugte Keimanlage 234*.
*Melandrium album*, Entwicklungsförderung der Antheren durch Pilze 579*.
— *rubrum* 579.
*Melampsorella caryophyllacearum* 575.

Mendelismus, Ziel und Methoden 609.
Mendel-Vererbung bei Artbastarden 610.
— Spaltung bei Artbastarden **276**.
*Mercurialis*, Geschlechtstendenz der Eizellen 97.
—, Inkonstanz der Geschlechtsverteilung 37.
— *annua*, Neubildungen in reduzierten weiblichen Blüten 578.
Merogonie 27, **176**, 263, **374**, 377, **385**, 402.
*Mesocarpaceae*, Agamosporenbildung 166.
*Mesotaeniaceae* 166, 168.
metroklin, metromorph 367, 368.
*Mimulus tigrinus f. calycanthema*, Fruchtbarkeit 538.
*Mirabilis*-Bastarde, Anomalien in der Pollenentwicklung 295.
— —, Fruchtbarkeit und Riesenwuchs 285.
— —, Uniformität der $F_1$-Generation 278.
— *Jalapa* × *tubiflora*, Chromosomenzahlen 327.
— —, Embryosack- u. Pollenentwicklung 294*, 295*, 299*.
Mißbildungen, im Androeceum u. Gynoeceum von Bastarden 281.
*Mniaceae*, Chromosomenzahlen 198.
*Mnium hornum*, Chromosomenzahl 198.
— —, Diözie haploider Gametophyten 102.
— —, Diploidie, hermaphroditische Geschlechtspflanzen 102, 103, 544.
Mollusken, Merogonie **176**, 386.
—, parasitäre Kastration 581.
*Monbretia*-Bastarde, ungleicher Sterilitätsgrad in beiden Geschlechtern 292.
Monokotyledonen, vegetative Propagation 478.
Monolepsis **335**, 376, 400.
Monstruosität, als Ursache der Unfruchtbarkeit 537, 566.
Moose 29, **191**, 265, **512**, 533.
—, Bastarde 191, 265, 274; Fertilität 195, 265; Sterilität 515, 533.
—, Brutkörperbildung 514.
—, Generationswechsel 192.
—, Geschlechtsverteilung u. -trennung 101, 193, 265.
—, Kernteilungen u. Chromosomenzahlen 100, 197*, 266.
—, Individualkulturen 197.
—, Kultur-, Befruchtungs- und Kreuzungsversuche 33, **196**, 266.
—, Sterilität u. vegetative Propagation 197, 265, **512**, 514, 533.
Moorpflanzen, Sterilität bei Kultur in Gärten 566.
*Morus*, Chromosomenzahl u. Geschlechtsverlust 328.
— *alba*, unechte Polyembryonie 433, 437.
Mosaikbastarde 523, 534.
*Mougeotia*, Azygosporenbildung 162.
— heterogene Konjugation 169.
*Mucoraceae*, 160, **180**, 262, 264.
—, Azygosporenbildung 182, 528.
—, Bastardierung **187**, 189, 191, **264**, 530.
—, Heterogamie 186, 264.
—, homo- und heterothallische Arten **186**, 191.
—, Zwittertum der Zygote 97.
*Mucor*, Heterothallie **186**.
—, Geschlechtsverlust u. hybrider Ursprung **264**.
— *javanicus* (+) und (—), Kreuzungen 187, 188*.
— — × *dubius*, Ergebnis reziproker Kreuzungen 188.
— *neglectus*, Azygosporen 182, 264.
— *racemosus*, Zygo- und Azygosporenbildung 181*.
— *racemosus* (—) × *M. erectus* (+) 187, 188*.
— *tenuis*, Azygosporenbildung 181*, 264.
*Mühlenbeckia platyclados*, Parthenokarpie 427.
*Musa*, Chromosomenzahlen **420**.
— *basjoo*, Chromosomenzahl 420, 421*.
— —, Fertilität unter ungünstigen Bedingungen 413.
— —, Pollenbildung 417*.
— *Cavendishii*, autonome Parthenokarpie 412.
— *coccinea* 417, 424.
— *Ensete*, Pollenbildung 417.
— *Fehi*, wechselnder Samengehalt der Früchte 413.
— *Holstii* 417.
— *ornata var. chittagong* 417.
— —, Chromosomenzahl 420.
— —, Pollenbildung 417.
— *paradisiaca subsp. sapientum*, Befruchtung und Kreuzungsmöglichkeit **424**.
— —, Chromosomenzahlen 421, 422*, 430.
— —, hybrider Ursprung u. Chromosomenzahlen 423, 425, 430.
— —, Parthenokarpie autonome 412.
— —, Pollenbildung 415*, 416*, 429.
— —, Samenanlagen- u. Embryosackentwicklung 419*, 420*, 424*, 425*, 430.
— *rosea*, Chromosomenzahl 420.
— *sapientum* „*Gros-Michel*“ × *M. ornata*, Samenbildung **424**.

*Musa sapientum var. Kladi*, Pollenbildung 415*, 416*.
— *textilis* 417.
— *ulugurensis* 417.
*Muscari*, Chromosomenzahl 553.
—, Größenabnahme der Chromosomen 554*, 555*, 585.
—, Verlust der Fertilität 553.
— *comosum* 553.
— — *monstruosum*, Unfruchtbarkeit 553.
— — —, Rückbildung von Chromosomenpaaren 554, 555*.
— *tenuiflorum*, Trabanten-Chromosomen 554, 555.
Mutation, bei Apomikten 601.
—, Bedeutung für die Evolution 610.
—, Chromosomenverdoppelung als Begleiterscheinung **342**, 349.
—, Änderungen in der Chromosomenzahl 319, 363.
— und Apogamie bei Farnen **223**.
— und Entstehung der Parthenokarpie 412, 428.
— und Schwächung der sexuellen Potenz 24.
—, Unregelmäßigkeiten in der Pollenentwicklung 283.
—, Verhältnis zur Kreuzung 615.
Mutationstheorie **536**.
*Mycena* 189.

N.

*Naias major*, Synergidenembryonen 437.
— —, Trabanten-Chromosomen 554.
Narcotica, Beeinflussung der Sexualzellen **558**, 585.
Nelken, hybrider Ursprung u. vegetative Vermehrung 595.
*Nephrodium* (*Dryopteris*), künstliche Apogamie 222.
— *hertipes*, Zellverschmelzungen in Sporangien 215.
— *molle*, Apogamie induzierte 219, 221.
— —, Chromosomenzahlen 217, 220.
— —, Keimbildung an normalen und apogamen Prothallien 221*.
— —, Kernteilungen 216*, 220*.
— *pseudo-mas*, Polymorphismus, Geschlechtsschwächung und Apogamie 25.
— *pseudo-mas var. cristata Cropper*, Apogamie und Aposporie 203*, 205.
— — *Rich. var. cristata apospora Druery*, Apogamie 203.
*Nerine rosea*, Chromosomenzahl 324.
Neukombination, somatische nach Kreuzung von Rassen und Arten **610**.
— —, in der Nachkommenschaft apomiktischer Bastarde 599.
*Neuroterus lenticularis*, diploide Parthenogenesis 152.
*Neuroterus lenticularis*, Geschlecht der Nachkommenschaft 152.
*Nicotiana*, Verwandtschaftsgrad leicht sich kreuzender Arten 275.
— *rustica* × *paniculata* 274.
— *transsylvanica* × *glutinosa* 274.
*Nitella* 112.
—, Monözie und Diözie 70.
—, Chromosomenzahlen 121.
— *capitata* 109.
— —, Degeneration der Oogonien bei ausbleibender Befruchtung 67.
— —, Diözie, Vorwiegen der weiblichen Pflanzen 35, 70, 121.
— —, Keimversuche 94.
— *flexilis* 109.
— —, Monözie 37, 70, 121.
— —, Oogoniumentwicklung 44.
— *gracilis*, Selbstbefruchtung 122.
— *hyalina* 109, 122.
— *opaca* 109.
— —, Diözie, Vorwiegen der weiblichen Pflanzen 35, 37, 70, 121.
— —, Heterözie 121.
— *syncarpa* 109.
— —, Befruchtungsversuche **70**, 83.
— —, Chromosomenzahl **78**, 121.
— —, Diözie, Vorwiegen d. weiblichen Pflanzen 35, 70, 121.
— —, Oogoniumentwicklung 44.
— —, Pseudohermaphroditismus 49, 50*.
— —, Reduktionsteilung 45.
*Nothochlaena*, künstliche Apogamie 222, **223**.
*Nothoscordon fragrans* 459.
—, autonome Keimbildung aus Nucelluszellen **438**, 441, **448**, 470.
—, fakultative stimulative Frucht- u. Samenbildung 449, 470.
—, hybrider Ursprung 456.
—, Polyembryonie 433, 435.
Nucellarembryonie **433**, 593.
—, autonom od. induziert (stimulativ) 448.
— als Endstadium der Aposporie **463**, 472.
—, Eiembryonen **456**.
—, hybrider Ursprung **454**, 471.
— und Parthenokarpie **464**, 473.
— und Apogamie **454**, **459**, 470, 472.
Nucellarwucherungen bei Embryosackobliterationen **469**, 473.
*Nymphaea*, Chromosomenzahl 328.

O.

Obstbäume, fakultative Parthenokarpie 408.
*Oedogoniaceae*, Parthenogenesis 15.
*Oedogonium*, Zygote als Diploidphase 46.
*Oenothera*, Chromosomenzahlen **338**, 350, 353.

*Oenothera*-Bastarde, Vererbungserscheinungen 280.
— —, vermeintliche Merogonie **387**.
— —, Entwicklungsfähigkeit d. Keime 457.
— —, triploide Chromosomenzahl 353.
— *semigigas*-Formen, Chromosomenzahl 350.
— —, Mutations-Koeffizient 350.
— *biennis*, Entwicklungsänderungen nach Injektion 28.
— —, Chromosomenzahl 330, 338.
— —, Cytologie d. Bastarde **330**.
— —, *lata*- und *gigas*-Formen 330.
— —, Reduktionsteilungen im Spätherbst 540.
— *biennis* × *muricata*, patrokline Bastarde in reziproken Kreuzungen 387.
— —, Befruchtung und Embryobildung 387*, 389*.
— *Lamarckiana*, Chromosomenzahlen 330, **337**.
— —, Cytologie der Bastarde 331.
— —, *lata*- und *gigas*-Formen 330, 332.
— —, hybrider Ursprung 283.
— *Lamarckiana var. gigas* 217.
— —, Chromosomenzahl **338**, 347, 357, 359.
— —, Entstehungsgeschichte, Habitus **338**, 340*.
— —, Kernteilungen, Kern- und Zellvolumen 339*, 348*, 362.
— —, mutierte Sexualzellen, Mutationskoeffizient 350.
— —, partielle Sterilität, Anzeichen von Apogamie 342.
— —, Sterilitätserscheinungen 540*, 541.
— *Lamarckiana* × *biennis*, oder *muricata*, Lebensfähigkeit der Bastarde 276.
— —, patrokline Bastarde 388.
— *Lamarckiana lata* × *gigas*, Kernteilungen und Chromosomenzahlen 330*.
— *muricata*, Chromosomenzahl 338.
— *pratincola*, Chromosomenzahl 338.
— — *gigas*-Formen 339, 342.
— *stenomeres*, Chromosomenzahl 338.
— — *gigas*-Formen 339.
— —, Neigung zu Apogamie 342.
Oekologie **582**.
Oktoploidie, bei apogamen Angiospermen **352**, 363.
*Onoclea Struthiopteris*, Beleuchtungsintensität und Geschlecht d. Prothallien 228, 231.
Ooapogamie (vgl. ovogene Apogamie) 80.
Oocyten, Tetraden- und Reduktionsteilung 146, 148.
Oomyceten **180**, 263, **527**.
—, Kreuzungsversuche 185, 264.
Oomyceten, Oogamie **182**.
—, Verbreitung der Apomixis 182.
*Opuntia*, Nucellarembryonie 456.
— *Rafinesquii*, habituelle Nucellarembryonie 456.
— *tortispina* 456.
— *vulgaris*, Nucellarembryonie 444, 445*, 451, 453.
— —, Einfluß von Bestäubung u. Befruchtung 447, 449, 470.
*Orchidaceae*, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
Orchideen-Bastarde, einseitige Vererbung 373.
*Orchis latifolia* 444.
— *Morio*, unechte Polyembryonie 433, 437.
— *Morio* × *fusca*, Degeneration der hybriden Keime 276.
*Orthotrichum anomalum* × *stramineum* 193.
*Orthotecium strictum* 514.
*Osmundaceae*, Apogamie 200.
*Osmunda*, Ausbildung d. Sexualorgane 230.
— *regalis var. japonica* 230.
Ovo-Apogamie vgl. ovogene Apogamie.

## P.

Pädogamie 528.
Päonie, hybrider Ursprung u. vegetative Vermehrung 595.
Parasitismus, als Ursache von Entwicklungshemmungen und Abweichungen **580**.
—, als Ursache von Sterilität oder Geschlechtsverlust **575**, 581, 587.
Parentalgeneration (P-Generation) **192**.
Parthenogamie 528.
Parthenogenesis, Definitionen 4, 5, 8, 10, 142, **143**, 154.
—, diploide (somatische) **8**, **142**, 145, **155**, 243.
—, experimentelle (künstliche) 13, **26**, 155, 156.
—, fakultative (gelegentliche) 5, 12.
—, generative und somatische (nach Winkler) **8**, **71**, 86, **142**.
— habituell (konstant, obligat) 6, 15.
—, haploid (generativ) 6, **8**, **142**, 155.
— —, nach Befruchtung mit radiumbestrahltem Sperma 385.
—, heterogonische 591.
—, natürliche, haploide, bei Bienen, Hummeln usw. 148.
— —, Geschlecht der Nachkommenschaft 152.
—, zyklische 591.

Parthenokarpie, autonome 400, **407**, 469, **595**.
—, Ausbildungsgrad der Samenanlagen **595**.
—, aitionom 407.
—, embryogen 465.
—, Definitionen **406**.
—, Cytologie u. Entwicklungsgeschichte 411.
—, hybrider Ursprung **413**, 429.
—, progressive Änderungen in Samenanlagen 465, 466.
— und Apogamie **428**, 432.
— und Nucellarembryonie **464**, 473.
—, Hypothesen über die Ursachen **408**, 428.
—, induziert (stimulativ) 400, **407**, 410, 428, 469, 595.
—, obligat 407, 408.
—, vegetativ 407, 465.
*Passiflora*, Parthenokarpie steriler Bastarde 409.
Patrogenesis 376.
patroklin und patromorph 368.
Pelargonien, geringe Fertilität 537.
*Pellaea*, künstliche Apogamie **222**.
Pelorien, geringe Fertilität 537, 584.
—, auslösende Ursachen 539.
— als Kreuzungsprodukte 539.
*Penicillus* 526.
*Peronospora violacea* 575.
*Peronosporeae*, echte Befruchtung 182.
Petalodie, infolge cecidogener Störungen 577, 584.
Petites espèces 23, 611.
Pflanzengallen **575**.
Pflanzenkrankheiten 575.
Pflanzenteratologie 575.
Pfropfungen 275, **545**.
Phasianiden-Bastarde, Gametogenesis 292.
*Phascum cuspidatum*, Entwicklung der Sexualorgane 196.
— — *bivalens*, Neubildungen an Stelle der Geschlechtsorgane **543**.
Phasenwechsel 46, **475**.
—, Haupt- und Nebenformen d. Fortpflanzung 475.
Phasmiden, konstante Parthenogenesis 590.
*Phegopteris*, Bastarde 226.
*Phleum* 500.
*Philonotis caespitosa* 514.
— *laxa* **514**.
*Phycomycetes* **180**, **527**.
—, Plano- u. Aplanogameten 180.
—, Spontane Bastardierung 188.
*Phycomyces*, Heterothallie 186.
*Phycomyces* (—) × *Mucor* (+), Azygosporenbildung **187**.
— *nitens* (+) × *Mucor mucedo* (—) 187.
Phyllodie, infolge cecidogener Störungen 577, 578*.
*Physcomitrium pyriforme* × *Funaria hygrometrica* 193.
*Phytoptus* 576.
Pilze **180**, **527**.
—, Bedingungen der Fortpflanzung 555.
—, Beispiele völligen Geschlechtsverlustes 528.
—, hybrider Ursprung der apomiktischen Formen **529**, 535.
—, parasitische, als Ursache von Mißbildungen und völliger Sterilität **575**.
—, System, der Fortpflanzungsmöglichkeiten **527**.
—, Ursache des Geschlechtsverlustes 528, 534.
*Pirus*, Parthenokarpie 410, 429.
—, Polyembryonie 433, 436.
*Pisum sativum*, Chromosomenzahl 564.
*Plagiothecium subdenticulatum* 514.
Pleiotypie der Artbastarde **277**.
*Poa alpina* **500**.
—, Varietäten und Formen **501**, 532.
— *alpina f. fructifera*, Blütenstand und Ährchen 503*, 511*.
— —, Erblichkeitsverhältnisse 509, 532.
— *alpina f. intermedia*, Erblichkeitsverhältnisse 509.
— *alpina f. vivipara* 499, **500**.
— —, Blütenstand u. Ährchen 500, 502*, 511*, 532.
— —, Cytologie 510.
— —, Einfluß der Standortsbedingungen 505.
— —, Erblichkeitsverhältnisse 509, 533.
— —, hybrider Ursprung **507**, 533.
— —, Pollenkörner u. Samenanlagen 507.
— —, Rückschläge zur fertilen Form 504.
— —, Ursache der Viviparie 503, **507**, 532.
*Poa bulbosa*, Viviparie **500**.
*Pogonatum*, Chromosomenzahl 198.
Pollendegeneration, genetische Beziehungen zur Apogamie 290.
Pollenentwicklung bei apogamen und hybriden Angiospermen **286**, **291**.
Pollenmutterzellen, Kern- u. Zellteilung 146*.
Pollensterilität, als Maßstab des früheren oder späteren Überganges z. Apogamie 23.
Polyembryonie **433**.
— autonom oder induziert (stimulativ) 448.
—, echte **436**.
—, gelegentliche 433.
—, habituelle 433.

Polyembryonie, hybrider Ursprung der nucellarembryonaten Pflanzen **455**.
—, unechte 436.
—, Ursachen und Bedeutung 438.
*Polygalaceae*, Chromosomenzahlen 322.
*Polygonaceae* 321.
*Polygonum bulbiferum* 477.
— *viviparum* 477.
— — *f. bulbigerum* 478.
Polymorphismus, Beziehungen zu Apogamie u. Bastardierung 137, **260**, **401**, 599, 601.
Polyploidie u. Geschlechtsverlust nach heterogener Befruchtung 523.
*Polypodiaceae* 213.
—, Apogamie 153, **199**.
—, Bastarde **225**, 228.
—, Chromosomenzahlen **215**, 217.
*Polypodium*-Bastarde 226.
— —, Chromosomenverdoppelung und Fertilität 359.
— *Schneideri*, hybrider Ursprung 227.
— —, verminderte Fertilität 228.
Polyspermie, bei artfremder Befruchtung **360**.
—, Ursache des Geschlechtsverlustes 522.
*Polystichum angulare var. pulcherrimum*, apospore Prothalliumbildung 203*.
*Polytrichaceae*, Chromosomenzahlen 198.
*Potamogeton*, Gametensterilität u. hybrider Ursprung 536.
*Potentilla*-Bastarde, Verlauf der Pollenentwicklung 295.
*Primula*, petaloide Ausbildung des Kelches 537.
— *floribunda*, Chromosomenzahl 332*, 334.
— —, Rückkreuzung mit *P. Kewensis* 607.
— *floribunda* × *verticillata*, Ergebnisse verschied. Kreuzungsversuche **332**, 398.
— —, metrokline Bastarde 398.
— *Kewensis* **332**, 372.
— —, autonome u. induzierte Apogamie 335, **398**, 405.
— —, Chromosomenzahlen 332*, 334, 335*, 398.
— —, Chromosomenverdoppelung und Fertilität **349**, 352, 357, 359.
— —, Di- u. Tetraploidie 331.
— —, Entstehungsgeschichte **332**, 337, 341, 608.
— —, Rückschläge der tetraploiden Form zur Diploidie 607.
*Primula officinalis*, Chromosomenzahl 336.
— *polyacantha f. calycanthema*, Fruchtbarkeit bei legitimer Bestäubung 538.
— *sinensis* **335**.
— —, Konstanz der Gigas-Formen 358.
*Primula sinensis*, Entstehungsgeschichte der Riesenformen 336, 341.
— —, Riesenformen mit diploider und tetraploider Chromosomenzahl 336.
— — , Vorgang der Chromosomenverdoppelung 349, 357.
— *verticillata*, Chromosomenzahl 332*, 334.
Propagation, vegetative **8**, 21, **474**, 530, **536**, 589, **594**.
—, Ausfall der Samenbildung 477, 531.
— und hybrider Ursprung 478, 530.
— als obligat apomiktische Fortpflanzungsform **476**.
*Protosiphon*, gelegentliche Parthenogenesis 12.
—, Polyspermie 522.
— *botryoides*, Bedingungen d. Gameten- und Parthenosporenbildung **12**.
*Prunus Cerasus*, Parthenokarpie 427.
Pseudobastarde **379**, 403.
*Pseudocodium* 526.
Pseudogamie 125, 335, **366**, 374, 384, 392, **400**, 402, 528.
— als induziert apogame Entwicklung **391**, 400, 608.
—, Definition 373.
Pseudohermaphroditismus, 49, 50*.
Pseudo-Parthenogenesis, haploide u. diploide 156.
Pteridophyten 33, 183, **199**, 266, 512.
—, Apogamie, ovogene u. somatische **202**, 232.
—, apomiktische Fortpflanzungsvorgänge 7, **199**, 266, 512.
—, Embryobildung hinter geschlossenem Archegoniumhals 237.
—, Übergang von Isosporie zu Heterosporie und Geschlechtstrennung 97.
*Pteris cretica*, habituelle Apogamie 199, 201.
— *longifolia* 230.
— *multifida*, Chromosomenzahl 217.
*Pygaera*-Bastarde, Ausbleiben d. Chromosomenkonjugation 359.

## Q.

*Quercus*, Gametensterilität und hybrider Ursprung 536.

## R.

Rädertierchen, Parthenogenesis als Saisonerscheinung 153.
*Rafflesiaceae*, normale Sexualität 17.
*Rafflesia Patma*, Doppelbefruchtung 17*.
— —, Entwicklung der befruchteten Eizelle 309*.
*Raimannia odorata*, Beeinflussung der Entwicklung durch Injektion 28.

*Rana esculenta* × *fusca*, Befruchtung mit radiumbestrahltem Samen 385.
*Ranunculaceae*, Chromosomenzahlen 321.
*Ranunculus Ficaria*, vegetative Propagation, Samenbildung 479.
*Ribes*-Bastarde, Pollenentwicklung 295.
— —, Chromosomenzahlen 327.
*Ribes Gordonianum*, Verkümmerung des Embryosackes 299.
— —, Chromosomenzahlen 327.
Richtungskörperbildung, Beziehungen zur Reduktionsteilung 148.
Riesenwuchs bei Bastarden (vgl. Luxuration) 285.
*Ripocephalus* 526.
*Rhizopus*, Heterothallie 186.
*Rhodites rosae*, Tetraden- u. Reduktionsteilung 148.
*Rhododendron*-Bastarde, verminderte Blütenbildung 281.
*Rosaceae*, Chromosomenzahlen 321.
*Rosa*, apomiktische u. normal sexuelle Arten 17, 322.
—, Chromosomenzahlen 322, 346.
—, hybrider Ursprung u. vegetative Vermehrung 595.
—, Polyembryonie 433, 434.
—, Polymorphismus u. Sexualität 23, 25, 401.
—, Reduktionsteilung bei apogamen Sippen 361.
*Rosa canina typus*, Chromosomenzahl 322.
— *var. persalicifolia u. Afzeliana*, Chromosomenzahlen 322.
— —, Mißbildung des Pollens 423.
— —, Tetraploidie 325.
— —, Reduktionsteilung 361.
— *livida*, Chromosomenzahlen 322.
— —, Samenanlagen mit mehreren Embryosäcken 434, 437.
Rotalgen 29.
—, Reduktionsteilung 45.
Rotatorien, Sterile Bastarde mit vegetativer Propagation 590.
*Rubus*, Bastardcharakter wildwachsender Arten 393.
—, Chromosomenzahl 346.
—, einseitige Bastarde 371, **391**.
—, Entstehung von Arten durch Kreuzung 393.
—, Polymorphismus u. Sexualität 25, 393.
—, Pseudogamie als induzierte Apogamie **391**, 401.
— -Bastarde, Experimentelle Erzeugung echter u. „falscher" B. 391.
—, Vielförmigkeit der $F_1$-Generation 393.
*Rubus nemoralis var. acuminatum* × *caesius*, intermediäre u. metromorphe B. 392, 394.
*Rubus progenerans*, hybrider Ursprung und Pollenfertilität 292.
*Rumex*, Chromosomenzahlen 321.
Ruheperioden v. Samen u. Sporen 95.

## S.

*Saccharum officinarum* vgl. Zuckerrohr **426**.
*Saccorhiza bulbosa*, Generationswechsel mit oogamer Fortpflanzung 519.
*Sagittaria*, Abkürzung der Ruheperiode 95.
*Salix*, Verwandtschaftsgrad leicht sich kreuzender Arten 275.
—, Vorkommen induzierter Apogamie 401.
Samenbildung, bei vermeintlich total sterilen Bastarden 603.
Samenpflanzen, direkte Beeinflussung der Sexualzellenbildung 33, **556**.
*Santalum album*, Polyembryonie **434**, 438, 444.
*Saponaria officinalis*, Füllung der Blüten infolge Reizwirkung 575.
*Saprolegniaceae* 160, **180**, 262, 264.
—, Automiktische Kernverschmelzungen 184, **527**.
—, Bastardierung **187**, 264, 530.
—, Cytologie 182.
—, Kultivierbarkeit 185.
—, Parthenogenesis u. Apogamie 264.
—, Sexualität u. Geschlechtsverteilung **182**, 185, 528.
*Saprolegnia mixta*, Parthenogenesis u. Apogamie 183.
— —, Unterdrückung d. Antheridiumbildung 183, 185.
— *monilifera* 183.
— *monoica*, Befruchtung 183.
— —, Kerngröße, Chromosomenzahl 184.
— *Thuretii* 15.
*Saxifraga*, vegetative Propagation 478.
— *bulbifera* 477.
— *cernua* 477.
— *granulata*, Chromosomenzahl 328.
— —, vegetative Propagation u. geschlechtliche Fortpflanzung 479.
— *sponhemica*, Chromosomenzahl 328.
*Saururaceae*, Chromosomenzahlen 321.
Schauapparate, Ausbildung bei Apogamie 286.
Schmetterlings-Bastarde, Sterilität u. Anomalien im Verlaufe der Gametogenesis 293.
—, Sterilitätsgrad u. Affinität der artfremden Chromosomen 298.
*Sciaphila* 22.
*Scinaia furcellata*, Zygote als Diploidphase 46.

Scitamineen 478.
*Scolochloa* (*Arundo*) *Donax* 570.
*Scolopendrium vulgare*, Chromosomenzahl 206.
— *vulgare* × *Ceterach officinarum* 226.
— — *var. crispum Drummondae*, ovogene Apogamie 204.
— — —, Kernverhältnisse u. Chromosomenzahl 206, 213.
— — —, aposporer Ursprung d. Prothallien 203.
— — *f. elegantissimum*, Anomalien der Reduktionsteilung 540.
Seeigel-Eier, heterogene Befruchtung **377**, 379*, 381*, 382.
— —, Kernverschmelzung u. nachfolg. Ausscheidung d. väterlichen Chromatins 381*.
— —, Schema der normalen Befruchtung 378*.
— —, Zwerglarven durch Merogonie **385**.
*Selaginella* 232, **235**, 266.
—, Autogamie 235.
—, Fehlen von Mikrosporangien 236.
—, Kernphasenwechsel 239.
—, Ovoapogamie **237**, 266, 269.
—, Verbreitung der apogamen u. sexuellen Arten 239, 269.
— *anocardia*, Embryobildung ohne Befruchtung 238.
— *brasiliensis* 238.
— *denticulata*, Prothallium- und Embryobildung 235*.
— *d'Urvillei*, Beziehungen zwischen Verbreitung u. Apogamie 239.
— *intermedia*, Fehlen d. Mikrosporangien 236.
— *longiaristata* 236.
— *rubricaulis*, ovoapogame Embryobildung 236*.
— *rugulosa* 236.
— *rupestris*, ovogene Apogamie 237.
— *spinulosa*, Embryonen in ungeöffneten Archegonien 237, 238*.
Selbstbestäubung 21.
—, induzierte Apogamie bei selbstbestäubenden Bastarden 401.
Selektion, Bedeutung bei der Artbildung 613.
*Sempervivum*, Abhängigkeit der Entwicklungsvorgänge von den Außenbedingungen 555.
—, Artenbildung durch Bastardierung 604.
—, Entstehung u. Verbreitung von Hybriden 274.
—, Fertilitätszunahme ursprünglich steriler Bastarde 603, 604.
— *montanum* × *alpinum* 604.
— — × *arachnoideum* 604.
Sexualität, Schaffung neuer Fähigkeiten 611.
*Sinningia Lindleyana*, vierteiliger Eiapparat 434, 444.
Siphoneen 180, **515**, 529.
*Solanum*, Gametensterilität u. hybrider Ursprung 536.
—, *Gigas*-Formen **545**.
— *Koelreuterianum* 545.
— *lycopersicum* 73, **545**.
— —, Blütenknospen u. offene Blüten 546*.
— —, Chromosomenzahlen 548.
— —, Kernteilungen 547*.
— —, Polyploidie und Fertilitätsgrad 552.
— — *gigas* 73.
— —, Abhängigkeit d. Fertilität von den äußeren Bedingungen 550, 585.
— —, Blütenknospen u. offene Blüten 546*.
— —, Chromosomenzahlen 548.
— —, Entstehungsgeschichte **545**.
— —, Kernteilungen 547*.
— —, Merkmale der Tetraploidie 545.
— *nigrum* 73.
— —, Kernteilungen u. Chromosomenzahlen 548, 549*.
— *nigrum gigas* 73.
— —, Abhängigkeit der Fertilität von äuß. Bedingungen 550.
— —, Chromosomenzahlen 548.
— —, Entstehungsgeschichte **545**.
— —, Kernteilungen 549*.
— —, Polyploidie und Fertilitätsgrad 552, 585.
— *tuberosum* 552, 585.
Spaltung vegetative, in der Nachkommenschaft von apomiktischen Bastarden 599.
*Sphaerechinus*, Kreuzung mit *Antedon*, *Mytilus* 378.
*Sphaerocarpus*, Kombination von Geschlechtstrennung u. Reduktionsteilung 101.
*Sphaeroplea*, Polyspermie 522.
*Sphodromantis bioculata*, heterogene Befruchtung 378.
*Spinellus chalybeus*, heterogene Zygotenbildung 189, 190*.
— *macrocarpus* 189, 190*.
— *rhombosporus* 189.
*Spirogyra* **160**, 262.
—, Bastarde **169**, 262.
—, Bedingungen d. geschl. Fortpflanzung 160.
—, Chromosomenzahlen **168**.
—, heterogene Konjugation 169, 262.
—, homo- u. heterothallische Fäden 171.

*Spirogyra*, natürl. u. experim. Parthenogenesis 5, 6, 11, 161, 262, 395.
—, Reduktionsteilung 92, 161*.
—, Zygoten und Heterozygoten **171**.
*Spirogyra arcta*, Azygosporen 162.
— *bellis*, heterogene Konjugation 170.
— *calospora*, Chromosomenzahl 168.
— *crassa*, Chromosomenzahl 168.
— —, bisexuelle u. monosexuelle Fäden 171.
— — × *communis* 171, 172*.
— *dubia*, Chromosomenzahl 168.
— *groenlandica*, Zygoten u. Parthenosporen 162.
— *inflata* 160.
— *jugalis* 168.
— *longata* 160.
— —, Reduktionsteilung im Keimungsvorgang 161*.
— —, Chromosomenzahl 168.
— *majuscula* × *calospora* 169*.
— — × *protecta* 169.
— *maxima var. inaequalis* 170*.
— *mirabilis* **164**, 262.
— —, Apogamie 168, 262.
— —, Chromosomenzahl 168.
— —, hybrider Ursprung 173.
— —, vegetative u. fertile Fäden 164*, 165*.
— *neglecta* 168.
— *nitida*, Chromosomenzahl 168.
— —, heterogene Konjugation 170.
— *polytaeniata*, Chromosomenzahl 168.
— *quadrata var. mirabilis*, Zygo- u. Parthenosporen 162, 163*.
— *setiformis* 168.
— *subaequa* 168.
— *ternata* 168.
— *tjibodensis* 161.
— —, Parthenogenesis 162.
— —, Zygoten- u. Azygotenbildung 162.
— *triformis* 168.
— *varians*, Parthenosporenbildung und Keimung 13*, 161.
Sporenbildung, Störung durch direkte Beeinflussung 556.
*Sporodinia*, Schema d. Geschlechtstrennung 99.
— *grandis*, Bedingungen d. Parthenosporenbildung 13, 88.
Sporophyt **192**, 265, 475.
Sproßablösung 475.
Stachelbeeren, fakultative Parthenokarpie 408.
Stauung d. Nahrungsstoffe, als Ursache d. fakultat. Parthenokarpie 408.
Steinobstbäume, Vermehrung durch Pfropfung und Okulierung 595.
Sterilität, als Ursache von Monstrositäten 537.
Sterilität, Begleiterscheinungen 567.
— der Artbastarde **272**, 281.
— — Gameten **536**, 583.
—, infolge parasitärer Einwirkungen **575**, 583.
—, — von Korrelations- u. Ernährungsänderungen in Blüten **537**, 584.
— — von Standort- u. Klimawechsel **565**.
—, konstante 536, 584.
—, lokaler Populationen 556, 565.
—, partielle, von Sexualzellen nach Bestrahlung 556*.
—, vorübergehende 537.
*Stizolobium deeringianum* × *niveum*, Vererbung der Semi-Sterilität 605.
*Stratiotes*, Verlust des männlichen Geschlechtes **572**.
— *aloides*, konstante u. zeitweise Sterilität unter dem Einfluß d. Lebensweise 573.
*Strongylocentrotus purpuratus* × *franciscanus*, rein mütterliche Pseudobastarde 379.
— — × *Asterias ochracea*, Pseudobastarde 379.
*Syringa chinensis* (= *S. rothomagensis*), Abweichungen vom normalen Verlauf der Tetraden- u. Reduktionsteilung **295**, 296*.
— —, Chromosomenzahl 331.
— —, hybrider Ursprung 295.
— —, Ursachen der Anomalien 297.
— *persica*, Sterilität unter abnormen äußeren Bedingungen 568.

## T.

*Taraxacum*, apomiktische und normal sexuelle Arten 17, **273**, 285.
—, Artbildung und Apogamie 600.
—, Chromosomenzahlen 323, 346.
—, hybrider Ursprung der apogamen Arten 601.
—, Kernteilungen in Embryosackmutterzellen 301, 303.
—, ovogene Apogamie 6.
—, Pollenbildung bei apogamen Arten **286**, 288.
—, Pollendegeneration u. Apogamie 290.
—, Polymorphismus u. Apogamie 23, 25, 240, 253.
—, Verbreitung apogamer Arten 24, 285.
*Taraxacum albidum*, Chromosomenzahlen 323.
— *officinale*, Chromosomenzahlen 323, 354.
— —, Entstehung durch dispermatische Befruchtung 354.
— —, Synergidenembryonen 437.
— *platycarpum* 354.
— *confertum* 354.

*Taxus baccata*, Beeinflussung von Pollenmutterzellen durch Chloroformieren 558.
*Tentredinidae*, Tetraden- u. Reduktionsteilung 148.
Teratologie **575**, 581.
Terminologie des Generationswechsels 46, **475**.
Tetradenteilung, Abkürzung u. Ausfall **146**.
— u. Chromosomenreduktion 9.
*Tetraphis pellucida* 543.
Tetraploidie apogamer Angiospermen **343**, 363.
—, Längsspaltung von Chromosomen mit nachfolgender Kernverschmelzung 349.
*Thalictrum*, apomiktische u. normal sexuelle Arten 17.
—, Diözie u. ovogene Apogamie 6, 233, 261, 510, 608.
—, hybrider Ursprung partiell apogamer Sippen 272.
—, Kernteilungen in Embryosackmutterzellen 303.
—, Pollenbildung 286.
—, Polymorphismus u. Apogamie 23, 240.
*Thalictrum purpurascens*, partielle Apogamie 71, 253, **394**, **596**, 608.
— —, Entwicklung diploider Eizellen, Bestäubungsreiz 311, 395.
— —, Chromosomenzahl 321.
— —, Diploidie 325.
— *dioicum* 20.
— *minus*, Chromosomenzahl 321.
Thallophyten, Beeinflussung der Sexualzellenbildung 34.
*Thismia* 22, 324.
*Thymelaeaceae*, Chromosomenzahlen 322.
*Tilletia Buchlaeana* 580.
— *Tritici*, Ursachen stimulativer Parthenokarpie 410.
*Todea* 230.
*Tolypella* 70, 112.
— *glomerata* 117.
— *nidifica* 36, 117, 119.
*Tortula pagorum* 514.
— *papillosa* 514.
*Tragopogon pratensis*, Chromosomenzahl 323.
— — × *T. porrifolius* 611.
Transplantation, Bedeutung der systematischen Verwandtschaft 275.
*Trichomanes Kaulfussii var. aposporum*, Chromosomenzahl 208.
— *Kraussii*, apogame Entstehung des Sporophyten 205*.
— —, Aposporie aus somatischen Teilen der Blattfiedern 222*.
— —, Chromosomenzahl 208.
*Trichostomum Warnstorfii* 514.
*Trifolium pratense*, unechte Polyembryonie 437.
Triploidie **352**.
— als Folge dispermatischer Befruchtung 353, 360, 364.
—, Bastarde zwischen verschiedenchromosomigen Eltern **353**, 358.
—, Erzeugung durch Dispermie 360.
*Tripsacum dactyloides* × *Euchlaena mexicana*, konstante patromorphe Bastarde **373**, 376.
Triton-Eier, Befruchtung mit radiumbestrahltem Sperma 385.
*Triuridaceae*, ovogene Apogamie 7.
*Tulipa*, Änderung der Chromosomenzahl in Embryosackkernen 303, 344.
— *Gesneriana*, Polyembryonie an Vorkeimträgern 437.
Tunicaten, sterile Bastarde mit vegetativer Propagation 590.

## U.

*Udotea* **526**, 534.
—, Anteil der Bastardierung an Formbildung u. Geschlechtsverlust 526.
—, Prolifikation und Fragmentation des Thallus 526.
— *minima* 526.
*Ulota phyllantha* Brutkörperbildung 513.*
— —, Verlust d. geschlechtl. Fortpflanzung 513.
*Ulothrix zonata*, Zygo- und Parthenosporenbildung 5, 6*, 12, 13.
Unfruchtbarkeit vgl. Sterilität.
Uredineen, apomiktische Fortpflanzungsprozesse 528.
— Kernverschmelzungen 212.
*Uromyces Pisi* 575.
*Urticaceae*, Chromosomenzahlen 321.
*Urtica dioica* 321.
*Ustilago antherarum* 575.
— *Caricis* 580.
— *violacea* 579.

## V.

*Valerianaceae*, Vergrünungen an Blüten 576.
*Valeriana tripteris* 576.
Variationskurven 63, 136.
*Vaucheriaceae*, Parthenogenesis 15.
*Vaucheria*, Antheridien 521, 526.
—, Einfluß äuß. Bedingungen auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane 43.
—, Monözie 185.
—, Selbstbefruchtung 122.
*Verbascum austriacum* × *nigrum*, andauernde Sterilität 603.
Vererbung, einseitige 124, **368**.
—, erworbener Eigenschaften 582.

Vererbung, künstlich erzeugter Variationen und Mutationen 582.
—, intermediäre bei Artbastarden **273**, 276.
Vererbungslehre, experimentelle, Ziel u. Methoden 609.
Vererbungsforschung, Bedeutung für die Deszendenztheorie 610.
Vergrünung von Blüten 575.
—, Veränderungen in der Sporophyll- u. Fruchtknotenentwicklung 576.
Verjüngung u. vegetative Vermehrung der $F_1$-Generation steriler Bastarde 474.
Verkümmerungen im Androeceum u. Gynoeceum von Bastarden 281.
Vermehrung, durch Stecklinge 474.
—, durch Sproßablösung 475.
*Veronica*-Bastarde, Multiformität der $F_2$-Generation 614.
Vertebraten, künstl. Parthenogenesis 145.
*Vicieae*, Chromosomenzahlen 564.
*Vicia Faba*, Chloralisierung der Pollenmutterzellen 563, 564*.
— —, Chromosomenzahl 564.
*Viscum album*, Polyembryonie 433, 436.
*Vitis* 467.
— *vinifera* 408, 427.
— — × *rotundifolia*, falsche Bastarde 370.
— — × *Ampelopsis hederacea* 370.

## W.

*Webera nutans*, Entwicklung in Reinkulturen 196.
— *Payoti* 514.
Weinreben vgl. *Vitis vinifera*, fakultative Parthenokarpie 408.
Weißtanne, Sterilität der Hexenbesen 575.
*Wikstroemia*, apomiktische u. normal sexuelle Arten 17, 322.
— Polymorphismus 23.
— *canescens*, Teilung der Embryosackmutterzelle 147.
— —, Chromosomenzahl 322, **343***.
— *indica*, Anomalien im Verlaufe d. Pollenbildung **289**, 290*.
— —, Chromosomenzahl u. Kernteilung 322, 343*, 344, 345*, 353.
*Wikstroemia indica*, Ditriploidie und Ditetraploidie 325, **352**, 354.
— —, dispermatische Befruchtung 354.
— —, Embryosackmutterzelle u. Embryosackobliteration 147, **300**, 303*.
— —, ovogene Apogamie 7, 322.
Wirbeltiere, künstliche Parthenogenesis 26, 145.
Würmer, künstliche Parthenogenesis 26, 145.
—, obligate natürliche u. künstliche Apogamie u. Pseudogamie **590**.

## X.

*Xanthoxylum Bungei*, autonome Embryo-, Samen- u. Fruchtbildung 449.
— —, Nucellarembryonie 444.

## Z.

*Zannichellia* 536.
*Zea Mays*, Erblichkeit von Bildungsabweichungen 582.
*Zizania aquatica* 536.
*Zostera* 536.
Zuckerrohr, Samenbildung u. vegetative Vermehrung **426**, 431, 595.
—, Ursache des Nichtblühens und der Sterilität 427.
Zwergkerne, Tetradenteilung von apogamen und parthenokarpen Angiospermen **289**, 416.
*Zygnemaceae* 159, **160**, 199, **261**.
—, Apogamie 153, 166.
—, Fakultative natürl. Parthenogenesis 5, 162.
—, Selbstbefruchtung 122.
*Zygnema*, Parthenosporenbildung 162.
—, Apogamie 168.
— *reticulatum*, Azygosporenbildung u. Keimung 166.
— *spontaneum* 166.
*Zygomycetes* **180**, 263.
—, Apomixis **181**.
—, Chromosomenzahl 184.
—, Kreuzungsversuche **185**, 264.
—, Sexualität und Geschlechtsverteilung **171**, 185.
*Zygopetalum Mackay*, metromorphe Gattungsbastarde 373.

# Berichtigungen.

Seite 45, Zeile 12 von oben ist zu ergänzen: „während der Oogonium- und Antheridiumbildung oder im Verlaufe der Gametenbildung vor sich gehende . . .“
Seite 50 fehlt im Klischee von Figur 12: k (= Knotenzentralzelle).
Seite 71, Zeile 17 von unten. Lies: „beiden Pflanzen . . .“, statt „beiden monözischen Pflanzen“. *Thalictrum purpurascens* ist nicht monözisch, sondern diözisch.
Seite 91, Zeile 6 von oben. Lies: (1910 d, S. 435), statt (1910 c, S. 435).
Seite 96, Zeile 11 von unten. Lies Noll (1907 b), statt (1907).
Seite 146, Figurenerklärung, letzte Zeile. Lies: (1913 c, S. 244), statt (1913).
Seite 149, Figurenerklärung, letzte Zeile. Lies: Petrunkewitsch (1901).
Seite 173, Anmerkung, Zeile 3 von unten. Lies: dagegen, statt degegen.
Seite 176, Anmerkung, unterste Zeile. Lies: Bastardierung statt Bastasdierung.
Seite 184, Figurenerklärung, Zeile 2 von unten. Lies: Nach Mücke (1908 b, Taf. 6).
Seite 203, Zeile 12 von oben. Lies: Stansfield, statt Standfield.
Seite 206, Zeile 12 von unten. Lies Stansfield, statt Standfield.
Seite 224, Anmerkung, Zeile 4 von unten. Lies: Strasburger (1907, S. 169).
Seite 229, Zeile 2 von unten. Lies: Klebs (1916 a), statt (1916).
Seite 235, Zeile 8 von unten. Lies: Göbel (1901), statt (1908). Im Klischee von Fig. 75 sind die in der Figurenerklärung gebrauchten Buchstaben nicht eingesetzt.
Seite 236, Zeile 2 von oben. Lies: „(*Bl.*) *Spring*, findet sich . . .“
Seite 237, Zeile 20 von unten. Lies: diesen, statt diesem.
Seite 261, Zeile 15 von oben. Lies: „ren, die . . .“
Seite 291, Zeile 6 von unten. Lies: „körner degeneriert im Verlaufe“, statt „körner degeneriert, im Verlaufe . . .“
Seite 295, Zeile 8 von oben. Lies: Juel (1900 a), statt (1900).
Seite 296, Figurenerklärung letzte Zeile. Lies: Juel (1900 a, Taf. 16), statt 1900.
Seite 310, Figur 93. Im Klischee sind die in der Figurenerklärung gebrauchten Buchstaben vergessen.
Seite 350, Zeile 2 von oben. Lies: de Vries (1913, 1915a), statt (1913, 1915).
Seite 378, Zeile 6 von unten. Lies: Kupelwieser, statt Kuppelwieser.
Seite 379, Zeile 13 von oben. Lies: Hagedoorn, statt Hagedorn.
Seite 379, Figurenerklärung. Lies Kupelwieser, statt Kuppelwieser.
Seite 381, Zeile 13 von oben, 6 von unten und Figurenerklärung. Lies: Kupelwieser, statt Kuppelwieser.
Seite 385, Zeile 7 von unten. Lies: O. und R. Hertwig (1887).
Seite 387 und 389, Figurenerklärung. Lies: Nach Renner (1914), statt (1915).
Seite 427, Zeile 3 von unten. Lies: *Carica Papaya*, statt *C. Papaja.*
Seite 433, Zeile 13 von unten. Lies: *Morus alba*, statt *Morus albus.*
Seite 447, Anmerkung, Zeile 8 von unten. Lies: *Funkia Thoss Högg*, statt *F. Th. Hbögg.*
Seite 449, Zeile 4 und 11 von oben. Lies: *Xanthoxylum Bungei*, statt *Xanthophyllum Bungei.*
Seite 478, Zeile 14 von unten. Lies: *Cardamine bulbifera*, statt *C. bulbiferum.*
Seite 533, Zeile 1 von oben. Lies: „Für den hybriden Ursprung der reinen *vivipara*-Formen“, statt *bulbifera*-Formen.
Seite 542, Zeile 21 von unten. Lies: Él. und Ém. Marchal (1905 bis 1911), statt (1904 bis 1911).
Seite 570, Zeile 21 von unten. Lies: Annahme statt Annhme.
Seite 598, Zeile 13 von unten. Lies: Lang (1914 a, S. 127).
Seite 613, Zeile 10 von unten. Lies: (vgl. 1916 b, S. 203), statt S. 9.
Seite 614, Zeile 21 von oben. Lies: „einen Weg die Variabilität zu erklären . . .“, statt „einen Weg, die Variabilität zu erklären . . .“

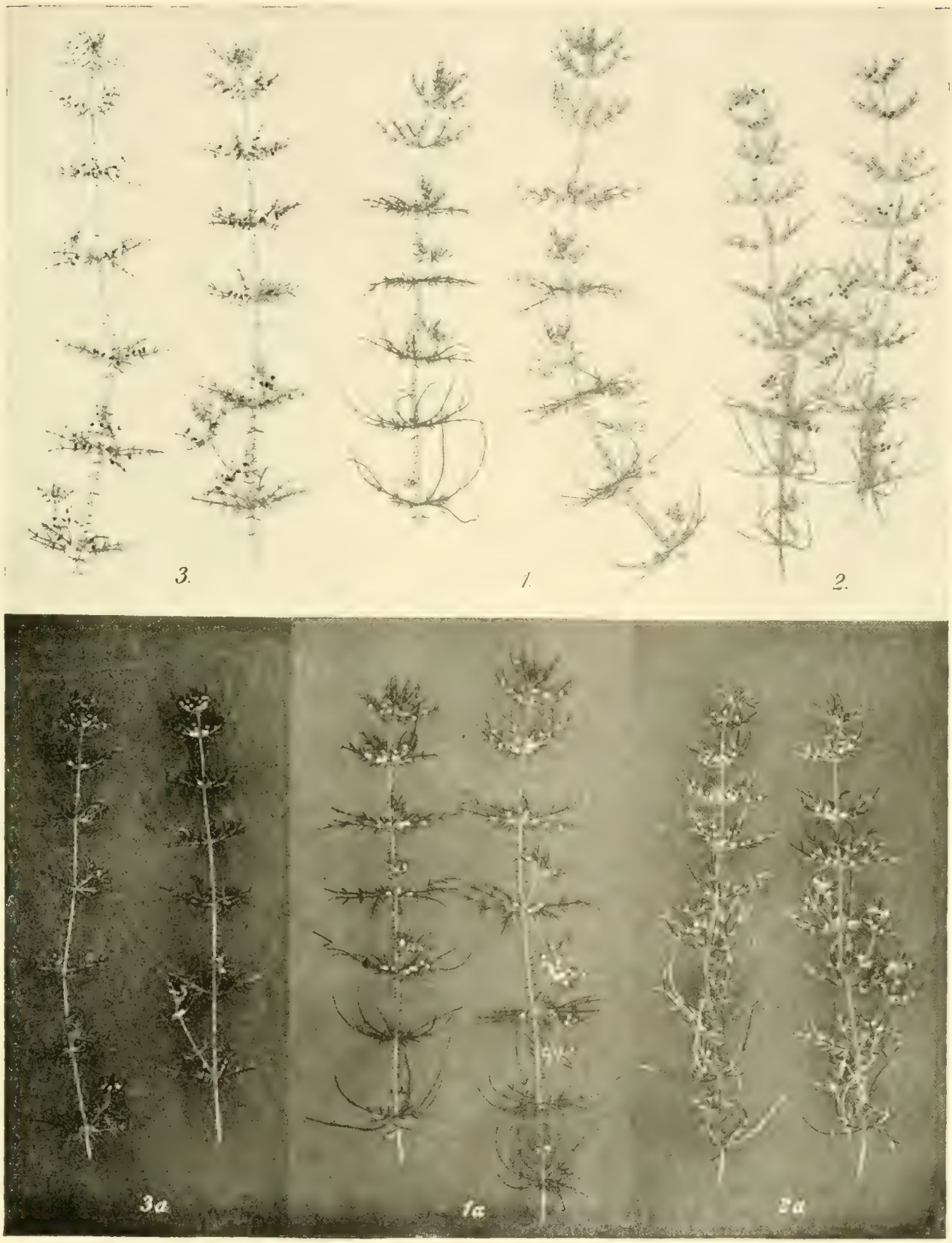
Tafel I.

## Erklärung zu Tafel I.

Befruchtungsversuche mit haploiden weiblichen Pflanzen von *Ch. crinita Wallr.*

(Pflanzen aus dem Teich auf der Gubacser Heide, Budapest).

*1* und *1a* dieselben Sprosse einer isolierten weiblichen Pflanze auf hellem und dunklem Untergrunde. Die unbefruchteten aber noch befruchtungsfähigen, sowie die bereits abgestorbenen Oogonien in den unteren Quirlen auf dunkelm Grunde hell erscheinend, auf hellem Grunde unsichtbar. *2* und *2a* Resultat eines Befruchtungsversuches vom 4. August 1916. In den jüngsten Blattquirlen der Hauptsprosse sowie an den ungefähr gleichaltrigen Blättern der Seitensprosse ist Zygotenbildung erfolgt. In *2* sind nur die Zygoten, in *2a* nur die noch unbefruchteten jungen Oogonien an den Vegetationsspitzen, sowie die unbefruchtet gebliebenen und kreidig degenerierten Oogonien an den Blättern älterer Quirle sichtbar. *3* und *3a* Resultat eines weiteren Befruchtungsversuches vom 4. Aug. 1916. Die meisten Eizellen der Oogonien der dargestellten Sprosse sind befruchtet und in Zygoten umgewandelt worden. Auf dunkelm Grunde sind nur die noch unbefruchteten hellen Oogonien der jüngsten Quirle am Scheitel der Haupt- und Seitensprosse, sowie die wenigen unbefruchtet gebliebenen Oogonien der älteren Blattquirle sichtbar. Phot. Aufnahme lebender Sprosse in natürlicher Größe.




A. Ernst, phot.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Tafel II.

## Erklärung zu Tafel II.

Sprosse von *Chara crinita Wallr.* verschiedener Herkunft.

(Aus Individualkulturen unter gleichen äußeren Bedingungen).

*1* und *2* Sprosse der weiblichen befruchtungsbedürftigen Ch. crinita von Budapest. Die Zygotenbildung ist erst nachträglich (Zusatz männlicher Sprosse zur Kultur) ermöglicht worden und ist in den Sprossen von *1* auf 2—3 Quirle beschränkt. *3* parthenogenetische Ch. crinita von demselben Standorte bei Budapest. *4* Sproßspitzen von Pflanzen aus dem Avernersee bei Pozzuoli, Italien. *5* Sprosse der Ch. crinita von Sölvesborg, Schweden. *6* Sprosse von Ch. crinita von Praestö, Dänemark. Alle Sprosse aus Kulturen, die gleichzeitig, bei gleicher Konzentration der Salzlösung, gleicher Zusammensetzung des Substrates gewachsen sind, *1* und *5* im Warmhaus, *2*, *3*, *4* und *6* auf der Terrasse des Institutes. Poth. Aufnahme lebender Sprosse in natürlicher Größe.

A. Ernst, phot. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

**Die Pflanzengallen Bayerns und der angrenzenden Gebiete.**
Von Dr. **H. Ross,** Kgl. Konservator am botanischen Museum München. Mit 325 Abbildungen von Dr. Dunzinger. (XI, 104 S. gr. 8°.) 1916. Preis: 2 Mark 50 Pf.

---

**Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas** ihre Erreger und Biologie und Bestimmungstabellen. Von Dr. **H. Ross,** Konservator am Kgl. Botanischen Museum in München. Mit 233 Figuren auf 10 Tafeln nach der Natur gezeichnet von Dr. G. Dunzinger, München, und 24 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 9 Mark.

---

**Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen.** Von Dr. **Ernst Willy Schmidt,** derzeitigem I. Assistenten am botan. Institut der Universität Marburg. Mit 1 farbigen Tafel und 42 Abbildungen im Text. (VI, 108 S. gr. 8°.) 1917. Preis: 5 Mark 60 Pf.

---

**Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäure-Assimilation und ihre Grundlagen.** Von Dr. **H. Schröder,** a. o. Prof. der Botanik a. d. Universität Kiel. (VIII. 168 S. gr. 8°.) 1917. Preis 4 Mark 50 Pf.

Die Frage nach dem Übergang der Kohlensäure in Kohlehydrate innerhalb der grünen Pflanze ist trotz eifriger Bemühungen seitens der Chemiker und Pflanzenphysiologen bis zum heutigen Tage „Problem" geblieben. Im vorliegenden Buche werden die seit Dezennien an den verschiedensten Stellen publizierten Hypothesen mit Einschluß ihrer mannigfaltigen Einzelausgestaltungen zusammengestellt und an Hand der Erfahrungstatsachen auf ihre Grundlagen geprüft. Jeder, der als Lehrer der Botanik oder Chemie dies Gebiet behandeln muß, wird die Arbeit mit Vorteil benutzen.

---

**Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich.**
Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. Von **Ed. Strasburger,** o. ö. Professor an der Universität Bonn. 1905. Preis: 2 Mark.

---

**Das Elisabeth Linné-Phänomen** (sogenanntes Blitzen der Blüten) **und seine Deutungen.** Zur Anregung und Aufklärung, zunächst für Botaniker und Blumenfreunde. Von Dr. **Friedr. A. W. Thomas,** Professor und Gymnasialoberlehrer a. D., Mitglied der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Mit einer kleinen Farbtafel. (53 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 1 Mark 50 Pf.

---

**Untersuchungen über Pfropfbastarde.** Von Dr. **Hans Winkler,** a. o. Prof. der Botanik an der Universität Tübingen. Erster Teil: **Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten.** Mit 2 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 6 Mark.

Inhalt: Einleitung. A. Definition des Begriffes Bastard. B. Einteilung der Bastarde. — 1. Teil: **Die Modifikations-Pfropfbastarde.** I. Beeinflussung des einen Pfropfsymbionten durch den anderen. 1. Vermittelte spezifische Änderungen in der Quantität der Nahrungszufuhr. B. Änderungen in der Qualität der Nahrungszufuhr. — 2. Unvermittelte spezifische Änderungen A. Änderungen in der Blattgestalt. B. Änderungen in der Fruchtform. C. Änderungen in den Zeitmerkmalen (Vegationsdauer, Periodizität). D. Änderungen in der Kälteresistenz. E. Änderungen in der Resistenz gegen Parasiten. — II. Beeinflussung der Nachkommenschaft des Reises durch die Unterlage. — Schluß.

Der Verfasser, dem vor einigen Jahren die experimentelle Lösung des Pfropfbastardproblems gelang, hat sich vorgenommen, die ausführliche Darlegung seiner Untersuchungen in der Form einer abschließenden Monographie zu geben. Diese soll in drei Teilen erscheinen: der zweite wird die durch Chimärenbildung, und der dritte die durch Zellverschmelzung entstandenen Pfropfbastarde zum Gegenstand haben.

---

**Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.** Von Dr. **Hans Winkler,** a. o. Professor an der Universität Tübingen. Mit 44 Abbildungen im Text. (Sonderabdruck aus „Progressus rei botanicae", herausgegeben von Dr. J. P. Lotsy.) 1908. Preis 4 Mark 40 Pf.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

# Organographie der Pflanzen

insbesondere der

## Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. **K. Goebel**

Professor an der Universität München

**Zweite, umgearbeitete Auflage**

## Zweiter Teil: **Spezielle Organographie.**

1. Heft: **Bryophyten**

Mit 438 Abbildungen im Text. (XII, S. 515—902, gr. 8°.) 1915.

**Preis: 12 Mark 50 Pf.**

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 1. Kurze Übersicht der Geschichte der Bryophytenforschung. Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kapselteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellenbau, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — 2. Abschnitt: **Die Lebermoose.** 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — 3. Abschnitt: **Die Laubmoose.** 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

2. Heft: **Pteridophyten**

Mit 293 Abbildungen im Text. (XVII, S. 903—1208, gr. 8°.) 1918.

**Preis: 12 Mark.**

**Preis des ganzen II. Teiles: 24 Mark 50 Pf., geb. in einem Bande: 28 Mark.**

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 2. Abschnitt: **Gametangien, Gametophyt- und Embryobildung.** 1. Kapitel: Die Gametangien. 2. Kapitel: Die Gestaltung der Prothallien. 3. Kapitel: Die Embryobildung. 3. Abschnitt: **Gestaltung der Vegetationsorgane.** 1. Kapitel: Allgemeines. 2. Kapitel: Bewurzelung. 3. Kapitel: Sproßgestaltung bei den einzelnen Gruppen. 3. Kapitel: Mutationen bei Farnen. 4. Kapitel: Vegetative Vermehrung. 4. Abschnitt: **Sporophylle und Blüten.** 5. Abschnitt: **Die Sporangien und Sporen.** Nachträge. Namen- und Sachregister zu Band 2.

Im „Prometheus" Nr. 495 (27) wird in einer eingehenden Besprechung des Werkes unter anderem gesagt:

„. . . Die Darstellung ist klar und fesselnd, die Abbildungen reichlich, wohlgewählt und originell, so daß wir nur sagen können: wir beneiden nicht ohne wehmütigen Rückblick auf das, was vor 50 Jahren in dieser Richtung zu Gebote stand, die heutige Jugend, welche, mit solchen Lehrbüchern ausgerüstet, der Pflanzenwelt näher treten kann. . . ."

Die Abonnenten des Werkes werden das neue Heft mit um so größerer Freude begrüßen, als ihm ein ausführliches Sachregister zu dem nunmehr vollständig vorliegenden zweiten Teil beigegeben ist. Der dritte Teil und damit der Schluß des genannten Werkes soll in einigen Jahren folgen.

---

Früher erschien

## Erster Teil: **Allgemeine Organographie**

Zweite umgearbeitete Auflage. (X, 514 S. gr. 8°.) 1913.

**Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.**

Inhalt: Einleitung. Aufgaben der Organographie. I. Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion. II. Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. III. Symmetrieverhältnisse. IV. Umbildung, Verkümmerung, Verwachsung, Teilung. V. Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen. VI. Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren. — Namen- und Sachregister.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt